АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 56

5

МАЙ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1971

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 56 (1971) № 5

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Е. Г. Бобров, *П. А. Генкель*, *М. М. Голлербах*, *П. М. Жуковский*, *О. В. Заленский*, *Л. В. Кудряшев*, *Е. М. Лавренко* (главный редактор), *Д. В. Лебедев*, *Г. Г. Левин* (секретарь), *С. Ю. Липшиц*, *Б. Н. Норин* (зам. главного редактора), *В. М. Понятовская*, *Т. А. Работнов* (зам. главного редактора), *В. И. Разумов*, *Л. Е. Родин*, *В. П. Савич*, *С. Я. Соколов*, *В. Б. Сочава*, *В. В. Суворов*, *А. Л. Тахтаджян*, *Б. А. Тихомиров*, *А. И. Толмачев*, *Н. В. Турбин*, *С. Н. Тюремнов*, *Ан. А. Федоров*, *М. С. Яковлев* (зам. главного редактора).

EDITORIAL BOARD

E. G. Bobrov, *An. A. Fedorov*, *P. A. Henckel*, *M. M. Hollerbach*, *L. V. Kudryashov*, *E. M. Lavrenko* (Editor-in-Chief), *D. V. Lebedev*, *H. G. Levin* (Secretary), *S. J. Lipschitz*, *B. N. Norin* (Associate Editor), *V. M. Poniatovskaja*, *T. A. Rabotnov* (Associate Editor), *V. I. Razumov*, *L. E. Rodin*, *V. P. Savicz*, *V. B. Soczava*, *S. Y. Sokolov*, *V. V. Suvorov*, *A. L. Takhtajan*, *B. A. Tikhomirov*, *S. N. Tiuremnov*, *A. I. Tolmatchev*, *N. V. Turbin*, *M. S. Yakovlev* (Associate Editor), *O. V. Zalensky*, *P. M. Zhukovsky*.

УДК 001.5 + 51 : 621.72 : 581.55

И. Я. Лиепа

СИСТЕМНЫЙ ПОДХОД И МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ В БИОГЕОЦЕНОЛОГИИ

С 2 рисунками

I. J. LIEPA. THE SYSTEM APPROACH AND MATHEMATICAL MODELLING IN BIOGEOCOENOLOGY

В статье излагаются возможности совместного применения системного подхода и математического моделирования, их особенности и трудности. Математическое моделирование рассматривается как основной метод системных исследований, так как оно соответствует их специфике, обеспечивает согласованную и целенаправленную деятельность специалистов разных областей науки и позволяет компактно описать и изучить как отдельные элементы, так и всю систему в целом. Автором рассматриваются основные этапы математического моделирования биологических систем.

В последние два десятилетия в науке все большее значение стали приобретать системные исследования. Причиной этому является широкое внедрение в технику принципов автоматизации, приведшее к тому, что главными объектами современного технического проектирования и исследования оказались системы управления, которые и по своей структуре и по процессу их создания являются типичными образцами системных объектов. Большинство традиционных научных дисциплин, таких, как биология, психология, социология и другие, в последнее время существенно трансформировали предмет своего изучения, которым чаще становится множество взаимосвязанных элементов, т. е. системные объекты. По словам видного специалиста в области исследования операций Р. Акофа, «...мы являемся свидетелями быстрого развития понятия „система“, ставшего ключевым в научном исследовании. Конечно, системы изучались в течение многих столетий, но теперь в такое исследование добавлено нечто новое... Тенденция исследовать системы как нечто целое, а не как конгломерат частей, соответствует тенденции современной науки не изолировать исследуемые явления в узкоограниченном контексте, а изучать прежде всего взаимодействия и исследовать все больше и больше различных аспектов природы» (цит. по Берталанфи, 1969 : 33).

Система — это множество взаимосвязанных элементов, выступающих как единое целое, а системные исследования — совокупность научных и технических проблем, которые при всей их специфике и разнообразии сходны в понимании и рассмотрении исследуемых ими объектов как систем (Блауберг и др., 1969). Экосистемой следует считать систему, к элементам которой относятся также экологические условия.

В системе каждый элемент определенным образом связан с другими элементами и выполняет определенные функции. Во взаимосвязи элементов проявляются специфические свойства системы, которые характерны для системы в целом и не присущи ее отдельным элементам. Эту особенность системы называют ее целостностью. При исследовании системы необходимо выяснить не только структуру отдельных элементов, их взаимосвязь и функциональную зависимость, но и выявить общие свойства системы и значение отдельных элементов в формировании этих общих свойств.

В общем виде систему можно представить следующим образом (рис. 1). E_i обозначает элементы системы E, а линии показывают, какие именно элементы системы связаны между собой. Из схемы видно, как благодаря связи между элементами выходящий сигнал одного элемента системы в то же время является входным сигналом другого элемента. Так, например, E_1 прямо влияет на E_2 и E_6, а через посредство этих элементов — на все другие элементы системы. Это означает, что независимо от того, какой элемент системы получит возбуждение, реакция на это воздействие может вызвать изменение структуры и поведения как остальных элементов, так и всей системы в целом. В основе возбуждения могут быть как изменения в функционировании отдельных элементов, так и воздействия внешних факторов, т. е. таких факторов, которые не входят в число элементов исследуемой системы. Такие факторы в схеме обозначены стрелкой с символом Z_i. В сложных системах, каким несомненно являются системы биологического характера, отдельные элементы следует рассматривать как подсистемы, которые в свою очередь являются системами в отношении своих элементов. Это означает, что каждый элемент E_i системы E имеет несколько входящих и выходящих каналов информации, которые в зависимости от входящих и выходящих каналов других элементов образуют разнообразные комбинации. Так, например, на общей схеме (рис. 1) видно, что выходящий сигнал E_1 является входящим сигналом для E_6. Детальней эту взаимосвязь можно отразить следующим образом (рис. 2). На рис. 2 видно, что элементы E_1 и E_6 являются многоканальными в отношении входных и выходных каналов. Кроме того, отдельные выходящие каналы E_1 (обозначены вектором Y_1) относятся не ко всем, а лишь к строго определенным входным каналам E_6 (вектор X_6). Поэтому, определяя взаимную связь двух элементов системы, необходимо выяснить число взаимосвязей входящих и выходящих каналов, а также вид связей отдельных каналов. Свойства и функции отдельных элементов системы определяются их структурой и информацией, получаемой из других элементов системы или в результате воздействия случайных факторов, а также взаимодействием входящих и выходящих сигналов (т. е. характером обратных связей).

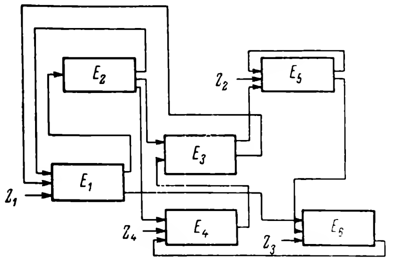


Рис. 1. Общая схема системы E (подробнее в тексте).

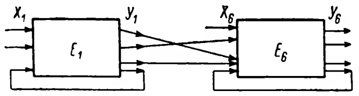


Рис. 2. Взаимосвязь между элементами E_1 и E_6 системы E (подробнее в тексте).

Исследование биогеоценоза как системы не под силу одному человеку. Эта работа требует сотрудничества многих специалистов из разных областей науки. Но, как известно, сотрудничество представителей различных специальностей неизбежно сталкивается с трудностями нахождения общего языка и согласования их функций для единой и целенаправленной деятельности. Системные исследования требуют хорошо продуманной координации научно-исследовательских работ, а также немедленного использования результатов, полученных при изучении отдельных элементов системы, для познания остальных элементов и целостных свойств данной системы. Для этого необходимо наличие общего, понятного для различных специалистов языка и единой (координирующей) методики исследований. Таким общим языком является математический аппарат, а единым методом — математическое моделирование. Именно математическое моделирование удовлетворяет выдвинутым требованиям. Оно позволяет компактно описать и исследовать какие угодно элементы системы, как и всю систему в целом. Изучение математической модели обнаруживает менее исследованные звенья системы и вместе с тем указывает наиболее актуальные направления дальнейших исследований. Это означает, что математическое моделирование одновременно обеспечивает и координацию исследований.

Математическая модель системы — это ее математическое описание, дающее возможность определить структуру, функции и взаимосвязь системы и ее элементов, а также комплексно отразить влияние изменений внешних факторов или какого-либо элемента системы на структуру и функции остальных элементов и системы в целом. Математическая модель позволяет определить состояние системы при любых значениях параметров и независимо от того, у какого элемента системы непосредственно изменяются параметры. С помощью достаточно адекватной модели можно прогнозировать состояние системы и в том случае, если один или несколько воздействующих факторов достигают своих экстремальных значений и могут вызвать патологические сдвиги в отдельных элементах, а вместе с тем и в функционировании всей системы. При этом можно определить, какие из элементов системы являются более чувствительными и при каких значениях действующих факторов следует ожидать патологические сдвиги. Далее можно поставить вопрос о разработке математической модели, которая отражала бы патологическое состояние (структуры и функции) системы. С помощью такой модели можно прогнозировать, какими факторами, в каких количествах, как и на какие элементы системы надо непосредственно воздействовать, чтобы вернуть ее в нормальное состояние. Уже сейчас имеются объективные предпосылки для разработки таких математических моделей. Однако пока еще нет комплексных математических моделей биологических систем, в том числе и биогеоценологических. Это объясняется тем, что еще недостаточно разработана сама методика системных исследований, а также тем, что наши знания о биогеоценозе, в особенности о количественном аспекте, еще весьма скромные; нет еще всесторонне разработанной методики математического моделирования. На современном этапе развития науки следует в первую очередь акцентировать внимание на разработке математических моделей структуры и функций отдельных элементов биогеоценозов или их небольших групп. Такие модели позволяют открывать новые закономерности и в различных аспектах отражают свойства биогеоценоза. Так, для лесного биогеоценоза уже сейчас есть возможность разработать математическую модель, которая отражала бы взаимосвязь таксационных показателей древесных растений (Лиепа, 1969), эдафических и климатических факторов, а также роль фауны в жизни лесного насаждения (Полетаев, 1966; Эман, 1966).

Хотя еще нет общепринятой теории математического моделирования биологических объектов, при моделировании структуры и функций отдельных элементов биогеоценоза целесообразно соблюдать следующую последовательность.

Первым этапом математического моделирования является серьезный содержательный качественный анализ. Здесь необходимо применение богатого арсенала классических и новейших биологических методов исследования. На этом этапе выделяется моделируемый элемент системы, в частности биогеоценоза, и определяется предмет моделирования. Ведь предметом моделирования могут быть как структура и поведение самого элемента, так и комплекс его взаимосвязей с другими элементами биогеоценоза и целостные свойства системы. Выбор предмета моделирования зависит от цели исследования.

Вторым этапом является выбор характеристик и параметров модели. Характеристики — это те переменные признаки, изучение которых с помощью модели является нашей целью. Характеристики соответствуют выходам элемента (на рис. 2 обозначены векторами Y). К параметрам модели относятся факторы, существенно влияющие на изучаемые характеристики. Параметры соответствуют входам элемента (на рис. 2 обозначены векторами X). Существенность влияния факторов, в зависимости от конкретных особенностей исследуемых объектов, проверяется различными методами (качественный анализ, графический анализ, дисперсионный анализ, корреляционный анализ и др.). Выбор параметров — дело очень ответственное. Модели с малым числом параметров не могут достаточно точно отражать особенности изучаемого объекта-оригинала. С другой стороны, чрезмерное увеличение числа параметров также не оправдывается. Это вызывает сильное увеличение трудоемкости как разработки самой модели,, так и ее практического применения. В зависимости от цели исследования один и тот же параметр одного и того же объекта-элемента системы может быть существенным и несущественным.

Третьим этапом является составление формализованного описания. На математическом языке формулируются задачи и цели исследования, а также в общем виде соотношения между параметрами и характеристиками модели. С этого этапа уже начинается «симбиоз» биолога и математика.

Четвертый этап — это преобразование первоначальной модели, так как описание соотношения между параметрами и характеристиками модели в общем виде еще не допускает ни аналитического, ни численного изучения ее. Поэтому взаимосвязи между параметрами и характеристиками модели необходимо описать в виде конкретных формул. На этом этапе используются различные математические дисциплины. В биологических исследованиях в настоящее время больше всего применяется математическая статистика, так как многие связи в биологических системах имеют стохастический характер. Конечно, применимы и другие разделы математики.

Пятый этап — это проверка адекватности модели. На конкретном биогеоценологическом материале с необходимым числом повторностей проверяется, с какой степенью точности модель отражает изучаемые признаки объекта-оригинала (выходы элемента системы). Если при многократном повторении выход воспроизводится в пределах заданной точности, то модель считается достаточно адекватной. В случае недостаточной точности следует усовершенствовать модель.

Шестой этап — изучение модели. Основная цель этого этапа — выявление новых закономерностей и изучение возможностей прогнозирования, регулирования и управления поведением исследуемого элемента системы, а также возможностей оптимизации структуры и поведения этого элемента.

Несмотря на значительные трудности, возникающие при системном подходе и математическом моделировании, эти методы применимы к изучению биологических объектов, в частности биогеоценозов (Александрова, 1961, 1963, 1969; Берталанфи, 1969). При достаточном развитии и разумном применении этих методов в сочетании с биологическим экспериментом и наблюдением станет возможным решение задач долгосрочного прогнозирования состояния биогеоценозов и оптимизации эксплуатации растительных сообществ. Успешное применение системного подхода и математического моделирования гарантирует непрерывное развитие качественных и количественных методов исследования, а также совершенствование математического аппарата и современной вычислительной техники.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1961). Растительное сообщество в свете некоторых идей кибернетики. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 66. — Александрова В. Д. (1963). Опыт анализа явлений саморегуляции в фитоценозе с точки зрения некоторых идей кибернетики. В сб.: Применение математических методов в биологии, II. — Александрова В. Д. (1969). О методе моделирования в фитоценологии. В сб.: Количественные методы анализа растительности. — Берталанфи Л. (1969). Общая теория систем — обзор проблем и результатов. В сб.: Системные исследования. — Блауберг И. В., В. Н. Садовский, Э. Г. Юдин. (1969). Системные исследования и общая теория систем. В сб.: Системные исследования. — Лиепа И. Я. (1969). Математическая модель некоторых морфологических показателей лесных сообществ. В сб.: Количественные методы анализа растительности. — Полетаев И. А. (1966). О математических моделях элементарных процессов в биогеоценозах. В сб.: Проблемы кибернетики, 16. — Эман Т. И. (1966). О некоторых математических моделях биогеоценозов. В сб.: Проблемы кибернетики, 16.

Латвийский государственный университет,
Рига.

(Получено 22 V 1970).

SUMMARY

Possibilities of the joint use of the system approach and the mathematical modelling, are substantiated, their characteristics and the difficulties involved are described. Mathematical modelling is regarded as the principal method of systemic investigations, since it corresponds to their specificity, ensures the co-ordinated and purposeful activity of specialists in different realms of science and permits to describe concisely and to study both each system as a whole and its separate elements. Main stages of the mathematical modelling of biological systems are considered.

УДК 537.533.35 : 581.351 : 582.998

М. А. Плиско

ЭЛЕКТРОННОМИКРОСКОПИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ОСОБЕННОСТЕЙ МЕГАГАМЕТОГЕНЕЗА У *CALENDULA OFFICINALIS* L.

С 6 рисунками и 4 таблицами рисунков

M. A. PLISKO. AN ELECTRONMICROSCOPIC INVESTIGATION OF THE CHARACTERISTIC FEATURES OF MEGAGAMETOGENESIS IN *CALENDULA OFFICINALIS* L.

Исследовались материнская клетка гаметофита, 4-ядерный зародышевый мешок и микропилярная часть зрелого зародышевого мешка *Calendula officinalis* L. В процессе гаметогенеза наблюдаются изменения ультраструктуры мегагаметофита; меняется структура органелл, происходит постепенное усложнение организации клеток и накопление запасных питательных веществ (крахмала и липидов). Протопласт материнской клетки зародышевого мешка построен в целом подобно протопласту меристематической клетки. Для 4-ядерного гаметофита характерно изменение структуры, свидетельствующее о повышении активности всех органелл (за исключением пластид). В зрелом зародышевом мешке наблюдается отчетливая дифференциация клеток по ультраструктуре: в яйцеклетке и центральной клетке преобладает гранулярный эндоплазматический ретикулум, в синергидах — агранулярный; яйцеклетка запасает большое количество крахмала, синергида — много липидов, а центральная клетка — крахмал и липиды. Описано строение оболочки гаметофита и ее изменение в связи с поступлением питательных веществ. Описано также изменение нуцеллярных клеток при дегенерации.

Применение метода электронной микроскопии позволило выяснить многие важные особенности гаметогенеза у животных. В отношении растительных объектов этот метод используется пока мало. Из имеющихся работ большинство посвящено исследованию ультраструктуры компонентов зрелого мегагаметофита — *Crepis* (Godineau, 1966, 1969; Гуляев и Герасимова-Навашина, 1968), *Picris, Cichorium, Calendula* (Godineau, 1969), *Lilium* (Eymé, 1965; Rodkiewicz a. Mikulska, 1966a, б), *Linum* (Vazart et Vazart, 1965, 1966a, б; Vazart, 1968), *Epidendrum* (Cocucci a. Jensen, 1969), *Capsella* (Schulz a. Jensen, 1968a, b), *Gossypium* (Jensen, 1965a, б, в, 1968), *Zea* (Diboll a. Larson, 1966; Diboll, 1968), *Myosurus* (Woodcock a. Bell, 1968) и *Petunia* (Went, 1970a, б). Эти исследования позволили значительно расширить наши представления о строении зародышевого мешка.

Более ранние стадии изучены хуже. У *Crepis tectorum* исследовано строение материнской клетки мегаспор в мейотической профазе (Godineau, 1968), у *Myosurus minimus* — мегаспороцит, мегаспора и двухъядерный зародышевый мешок (Woodcock a. Bell, 1968), у *Lilium candidum* — археспориальные клетки (Eymé, 1965) и мегаспороцит — (Rodkiewicz a. Mikulska, 1965), у *Dendrobium* — археспориальные клетки и мегаспороцит в профазе I (Israel a. Sagawa, 1964, 1965).

В Советском Союзе электронномикроскопическое исследование мегагаметофита на ранних стадиях его развития до сих пор вообще не проводилось. В связи с этим представляло интерес изучение ультраструктуры мегагаметофита на различных этапах его развития.

Приношу благодарность А. Е. Васильеву за руководство данной работой, а также М. Ф. Даниловой и М. С. Яковлеву за ценные замечания при подготовке рукописи к печати.

Материал и методика

Объектом исследования служили семяпочки растений *Calendula officinalis* L. (чистая линия). Материал был получен из семенной лаборатории Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Изучалось строение зрелой мегаспоры (материнской клетки зародышевого мешка), 4-ядерного зародышевого мешка и микропилярной части зрелого зародышевого мешка до оплодотворения. Для светооптического исследования материал фиксировался по Навашину, заключался в парафин, окрашивался гематоксилином по Гейденгайну и Делафильду с подкраской лихтгрюном и эозином. Для электронномикроскопического исследования фиксация и заливка материала проводились следующими способами: 1) 2%-м раствором четырехокиси осмия по Колфилду на холоду в течение 5—6 часов, заливка в метакрилат; 2) 2%-м раствором перманганата калия (без буфера) на холоду в течение 6 часов, заливка в эпон; 3) формальдегидом-глутаральдегидом (Karnovsky, 1965) с дофиксацией 2%-м раствором четырехокиси осмия на холоду в течение 11 часов, заливка в эпон. Материал, фиксированный 2%-м раствором осмия и формальдегидом, при проводке переносился на ночь в насыщенный раствор уранилацетата в 70%-м спирте. Строение одноядерного зародышевого мешка изучалось после фиксации формальдегидом, строение 4-ядерного и зрелого зародышевого мешков — после фиксаций перманганатом и осмием по Колфилду. Ультратонкие срезы приготовлялись с помощью микротома Рейхерта и контрастировались уранилацетатом и цитратом свинца. Исследование проводилось с помощью электронного микроскопа второго класса Тесла БС-242.

Результаты

На рис. 1 изображена центральная часть семяпочки с материнской клеткой зародышевого мешка, развивающейся из халазальной мегаспоры линейной тетрады (световой микроскоп). Материнская клетка вакуолизирована, хроматизованное крупное ядро с одним ядрышком располагается в центре клетки. Эта клетка с боков граничит с однослойным нуцеллусом (тенуинуцеллятная семяпочка). Цитоплазма и округлые ядра в сильно вакуолизированных клетках нуцеллуса характеризуются низкой степенью окрашиваемости. Нуцеллярные клетки, располагающиеся в микропилярной зоне, над отмершими мегаспорами, обнаруживают некоторые признаки дегенерации (деформированные, пикнотические ядра смещены к оболочке).

С внешней стороны нуцеллус граничит с интегументом. Ко времени формирования одноядерного гаметофита интегумент смыкается и образует канал; его эпидермис уже заметно выделяется среди прилегающих клеток своей вытянутой в радиальном направлении формой, развиваясь в интегументальный тапетум. Под материнской клеткой зародышевого мешка и клетками нуцеллуса находятся изодиаметрические клетки халазы. Они слабо вакуолизированы, интенсивно окрашиваются и выглядят как типичные меристематические клетки.

На рис. 2 представлена схема материнской клетки зародышевого мешка и клеток нуцеллуса при исследовании под электронным микроскопом после фиксации формальдегидом-глутаральдегидом (сечение *АА* на рис. 1). Полисахаридная зернистая оболочка материнской клетки выглядит довольно сильно и неравномерно утолщенной (рис. 2, табл. I, *а*). На срезах, прошедших ближе к микропиле, прилегающая к материнской клетке часть оболочки в утолщенных местах выглядит более плотной. Срединная пластинка выявляется лишь в неутолщенных местах, плазмодесмы отсутствуют. Плазмалемма имеет очень извилистый контур. В отдельных местах она образует ломасомы — инвагинации, в которых на срезах выявляются мембранные элементы различной конфигурации (рис. 2, табл. I, *а*). Ломасомы приурочены в основном к микропилярной, граничащей с дегенерирующей мегаспорой, и к средней частям материнской клетки; в халазальной части плазмалемма менее извилистая, между нею и оболочкой выявляется узкий электроннопрозрачный слой.

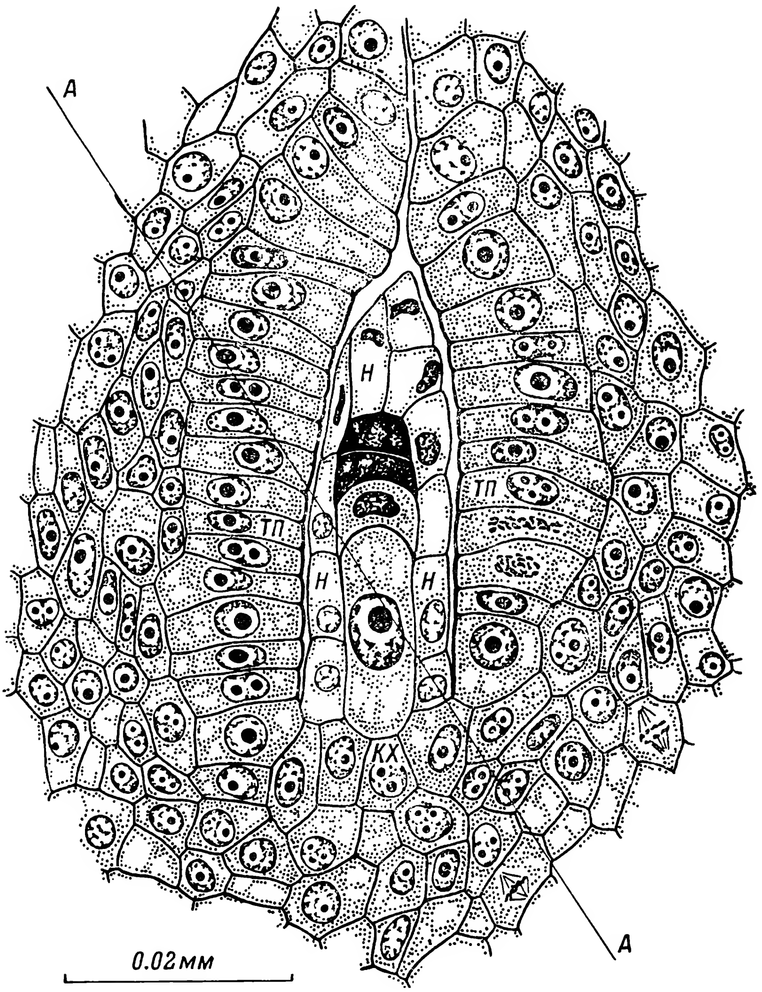


Рис. 1. Линейная тетрада мегаспор.
Н — нуцеллус; *ТП* — тапетум; *КХ* — клетка халазы.

Материнская клетка зародышевого мешка в целом вакуолизирована слабо: центральная вакуоль отсутствует, а в цитоплазме располагается несколько вакуолей различной величины и формы, без видимого содержимого (рис. 2). Гиалоплазма плотная, с многочисленными свободными рибосомами (полисомами). Эндоплазматический ретикулум развит слабо и состоит из одиночных длинных и коротких гранулярных цистерн. Диктиосом немного, они распределены без видимого порядка, состоят из 5—6 цистерн и обнаруживают признак гиперсекреции — окружены многочисленными пузырьками Гольджи.

Электронномикроскопический облик клетки во многом определяют крупные пластиды (рис. 2, табл. I, *а*), приуроченные в основном к околоядерной зоне. Они представлены бескрахмальными лейкопластами (меньший диаметр составляет 1.4 μ), иногда округлой, но чаще неправильной формы. Мембраны оболочек пластид имеют более высокий контраст, чем мембраны других клеточных компонентов. Плотность матрикса неодинакова на различных срезах пластид. На одних она такая же, как и у гиа-

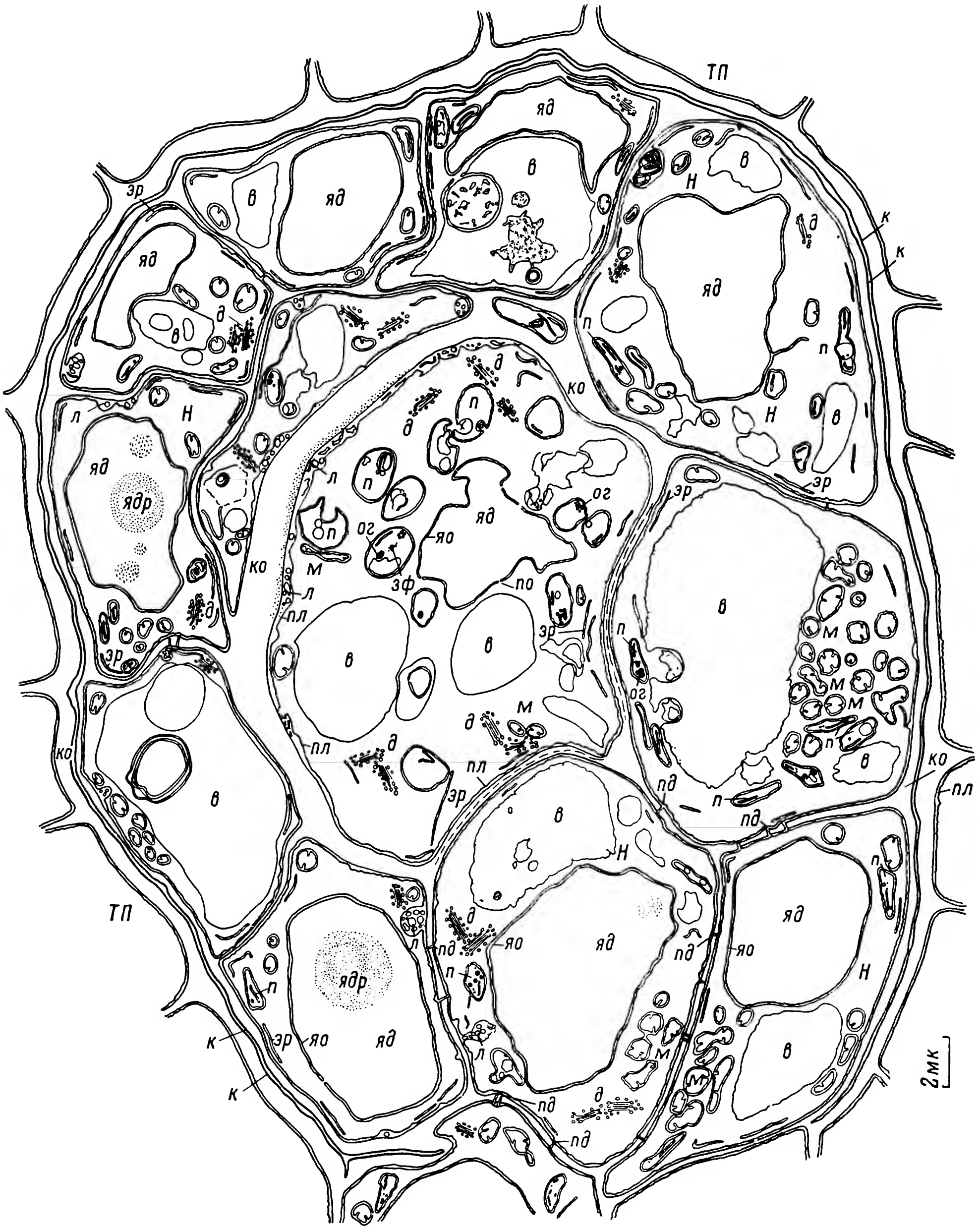


Рис. 2. Материнская клетка зародышевого мешка в окружении клеток нуцеллуса (соответствует сечению *АА* на рис. 1). (Увел. 3400).

Условные обозначения ко всем рисункам и таблицам: *в* — вакуоль; *д* — диктиосома; *дт* — дегенерирующая клетка в виде тяжа; *зф* — зерна фитоферритина; *к* — кутикула; *ко* — клеточная оболочка; *кр* — крахмальное зерно; *л* — ломасома; *лп* — липидная капля; *м* — митохондрия; *мк* — микротело; *ов* — осмиофильное вещество, адсорбированное плазмалеммой; *ог* — осмиофильная пластоглобула; *ок* — осмиофильная кайма; *п* — пластида; *пд* — плазмодесма; *пл* — плазмалемма; *по* — пора в ядерной оболочке; *сл* — слизь; *т* — тонопласт; *эр* — элемент эндоплазматического ретикулума; *яд* — ядро; *ядр* — ядрышко; *яо* — ядерная оболочка, *КХ* — клетка халазы; *Н* — нуцеллус; *С* — синергида; *ТП* — тапетум; *ЦК* — центральная клетка; *Я* — яйцеклетка.

лоплазмы, на других — значительно ниже, в последнем случае в матриксе выявляется сеть фибрилл. На срезах некоторых лейкопластов можно видеть мелкие (900 Å), черные, сферические глобулы, собранные в группы по 5—10, а также гранулярные скопления вещества, похожего на фитоферритин, описанные для других растительных клеток (Perrin, 1970). Внутренняя мембранная система пластид развита слабо. Она представлена одиночными, периферическими ламеллами, располагающимися параллельно пластидной оболочке, и прозрачными пузырьками различного размера. Иногда встречаются скопления из неправильных, размытых мембранных элементов, часто наблюдаются инвагинации пластидной оболочки, заполненные цитоплазмой.

Митохондрии также распределены неравномерно, они в основном сосредоточены в микропилярной части материнской клетки. Митохондрии в несколько раз мельче пластид (меньший диаметр составляет 0.4 μ) и обычно имеют неправильную, вытянутую форму. Мембраны митохондрий имеют низкий контраст, кристы короткие, слегка набухшие, многочисленные. Митохондриальный матрикс обладает такой же плотностью, как и гиалоплазма, в нем выявляются отдельные интрамитохондриальные гранулы. Липидные тела и микротела не обнаружены. Ядро имеет неправильную лопастную форму, хроматин сконденсирован в группы, не приуроченные к ядерной оболочке. Ядерная оболочка пористая, с агранулярной внешней мембраной. Нуклеоплазма имеет такую же плотность, как и гиалоплазма.

Дегенерирующие мегаспоры имеют утолщенные (до 1.2 μ) оболочки. Две микропилярные мегаспоры целиком заполнены осмиофильным веществом, в котором просматриваются многочисленные свободные рибосомы и гранулярные цистерны эндоплазматического ретикулума (табл. I, *б*). Мегаспоры при дегенерации сильно уменьшаются в размерах.

Все исследованные клетки нуцеллуса (рис. 2) построены одинаково. Их стенки, граничащие с интегументальным тапетумом, имеют толщину до 0.2 μ, отделены от него узкой щелью и покрыты снаружи сплошным гомогенным тонким (0.07 μ) слоем кутикулы. Кутикула такой же толщины развивается и на смежных с нуцеллусом стенках клеток интегументального тапетума. Радиальные стенки нуцеллярных клеток, лишенные отчетливой срединной пластинки, пронизаны плазмодесмами, тогда как на остальных стенках они не выявляются. Плазмалемма нуцеллярных клеток обнаруживает менее извилистый контур, чем плазмалемма материнской клетки зародышевого мешка, но тоже часто образует ломасомы. Клетки нуцеллуса имеют центральную вакуоль, цитоплазма располагается в виде постенного слоя. В центральной вакуоле видны мембранные элементы-трубочки, пузырьки и концентрические мембраны. Имеются также мелкие цитоплазменные вакуоли. Плотность гиалоплазмы колеблется в различных клетках. В клетках с менее плотной гиалоплазмой рибосом мало, они собраны в отчетливые полисомы. В клетках с плотной гиалоплазмой свободных рибосом очень много, как и в материнской клетке; отчетливой агрегации их в полисомы не наблюдается.

Эндоплазматический ретикулум развит слабо, одиночные короткие гранулярные цистерны его располагаются обычно вдоль оболочек. Диктиосомы встречаются очень редко и не обнаруживают признаков гиперсекреции. Пластид и митохондрий много, они в основном сосредоточены вокруг ядра. Пластиды, как и в материнской клетке, представлены бескрахмальными лейкопластами, но удлиненной, иногда палочковидной формы. Они имеют очень плотный матрикс, в котором находятся короткие и редко расположенные ламеллы и иногда осмиофильные глобулы и зерна фитоферритина. Митохондрии округлой, иногда удлиненной формы, с неправильным контуром, значительно крупнее (0.6 μ), чем митохондрии материнской клетки, и почти равны пластидам нуцеллярных клеток. Плотность их матрикса такая же, как у этих пластид. Система крист развита хорошо. В некоторых клетках кристы выглядят набухшими. Интрамитохондриальные гранулы не обнаружены.

Ядра имеют неправильную форму. В клетках нуцеллуса с плотной гиалоплазмой хроматин диффузный, ядрышко округлое, гомогенное, невакуолизированное, в ядрах клеток с прозрачной гиалоплазмой хроматин собран в агрегаты. Двумембранная ядерная оболочка — гранулярная, поры в ней встречаются редко.

На стадии четырех ядер зародышевый мешок представлен крупной (длиной 90 μ и шириной 20 μ) клеткой, сильно расширенной в микропилярной зоне и суженной в халазальной (рис. 3). В этих двух зонах сосредоточены основное количество цитоплазмы и ядра гаметофита, середина занята крупной вакуолью. Дисковидные ядра содержат по одному

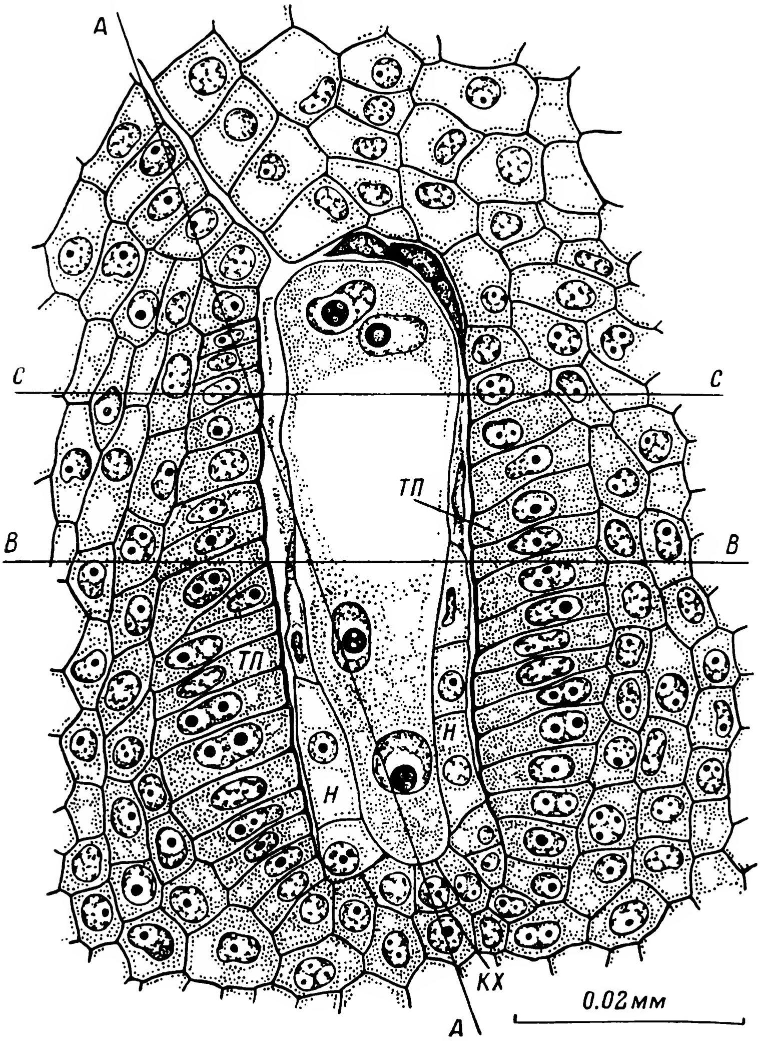


Рис. 3. 4-ядерный зародышевый мешок.

Обозначения те же, что и на рис. 2.

ядрышку, в котором выявляются мелкие более светлые участки («вакуоли»). Нуцеллус сохраняется лишь вокруг халазальной и средней части зародышевого мешка, в микропилярной части клетки его почти полностью разрушены. В клетках средней части нуцеллуса заметны признаки дегенерации. Такая закономерная деструкция нуцеллуса, начинающаяся с микропилярной зоны, определяет форму зародышевого мешка, сильно разрастающегося в сторону микропиле. Здесь он соприкасается с клетками интегументального тапетума. Дифференциация тапетума происходит не по всей длине гаметофита, в связи с этим микропилярный полюс последнего частично выходит за пределы тапетума. Клетки халазальной части нуцеллуса в это время еще заметно не изменяются.

На рис. 4 изображена схема средней и халазальной зон 4-ядерного гаметофита и клеток нуцеллуса при электронномикроскопическом исследовании, соответствующая сечению *AA* на рис. 3 (фиксация перманганатом). Полисахаридная зернистая оболочка зародышевого мешка на срезах выглядит неравномерно утолщенной; в средней части, а также несколько ближе к халазе с внутренней стороны она имеет повышенную плотность. Плазмодесмы не выявляются, срединная пластинка местами видна довольно отчетливо. Плазмалемма становится менее извилистой и инвагинаций не образует. В тех местах, где гаметофит граничит с отмирающими нуцеллярными клетками (на уровне сечения *BB* на рис. 3), его оболочка заметно утоньшается, при фиксации осмием фибриллярный компонент ее почти не выявляется, и к плазмалемме прилегает очень узкий, осмиофильный слой в виде каймы, кнаружи от которого находится мало плотное вещество (табл. II, *б*, *в*). Это вещество, по-видимому, представляет собой слизь, выделенную отмирающими нуцеллярными клетками. У плазмалеммы выявляются (после фиксации осмием) глубокие инвагинации, лишенные мембранных элементов.

Ближе к микропиле (сечение *CC* на рис. 3) оболочка гаметофита представлена только узким, неравномерно осмиофильным слоем в виде каймы.

Середина клетки гаметофита занята центральной вакуолью с пузырьками, тонкими фибриллами и хорошо заметным тонопластом. Мелкие вакуоли встречаются также в цитоплазме. Гиалоплазма как при фиксации перманганатом, так и при фиксации осмием светлая, немногочисленные рибосомы собраны в полисомы.

Эндоплазматический ретикулум в этот период развит очень хорошо, он представлен как длинными прямыми цистернами, располагающимися в средней и халазальной (около ядер) частях зародышевого мешка, так и короткими извилистыми трубочками и пузырьками, приуроченными к плазмалемме (рис. 4). Как показывают результаты осмиевой фиксации, преобладает гранулярный тип ретикулума (табл. II, *в*). Резко увеличивается число митохондрий и активных диктиосом (рис. 4). Последние не обнаружены лишь в халазальной части гаметофита, митохондрии же в основном приурочены к халазальному ядру, расположенному ближе к центру. В их строении наблюдаются сильные изменения. Размер митохондрий увеличивается до 0.7 μ, форма становится неправильной, вытянутой, они часто образуют перетяжки, которые, возможно, представляют собой картины их деления. Контраст митохондриальных мембран значительно повысился. Крист становится несколько меньше, но они удлиняются иногда настолько, что пересекают всю органеллу (рис. 4, табл. II, *а*). Митохондриальный матрикс не плотнее, чем гиалоплазма, и после осмиевой фиксации в нем выявляются электроннопрозрачные участки (табл. II, *в*).

Пластиды приурочены в основном к околоядерной зоне. Они представлены лишенными крахмала, элипсоидальными однородными лейкопластами (меньший диаметр составляет 1.5 μ) (рис. 4). Пластидный матрикс не плотнее, чем гиалоплазма, и одинаковый на всех срезах пластид. Ламеллярная система не изменяется, однако пузырьки, пластоглобулы, фитоферритин и инвагинации пластидной оболочки перестают выявляться. После осмиевой фиксации в матриксе обнаруживается сеть фибрилл, ламеллы раздуты (табл. II, *в*). Ядра имеют неправильную, лопастную форму, хроматин диффузный, ядерная оболочка несет большое количество пор.

Клетки нуцеллуса построены неодинаково на разных уровнях 4-ядерного гаметофита. В халазальной части они остаются такими же, как и на стадии материнской клетки зародышевого мешка (рис. 4, перманганат). В средней части (на уровне сечения *BB* на рис. 3) нуцеллярные клетки обнаруживают признаки дегенерации; одни клетки очень сильно вакуолизируются — цитоплазма с редкими органеллами образует узкий постенный слой, в некоторых из этих клеток гиалоплазма имеет весьма высокую плотность; другие клетки сминаются и на границе с зародышевым мешком утрачивают оболочку, типичную для халазальных клеток нуцеллуса (рис. 4). При фиксации осмием (табл. II, *б*, *в*) эти дегенерирующие клетки имеют вид ограниченных плазмалеммой тяжей цитоплазмы, лежащих в электроннопрозрачном веществе. Рибосом очень

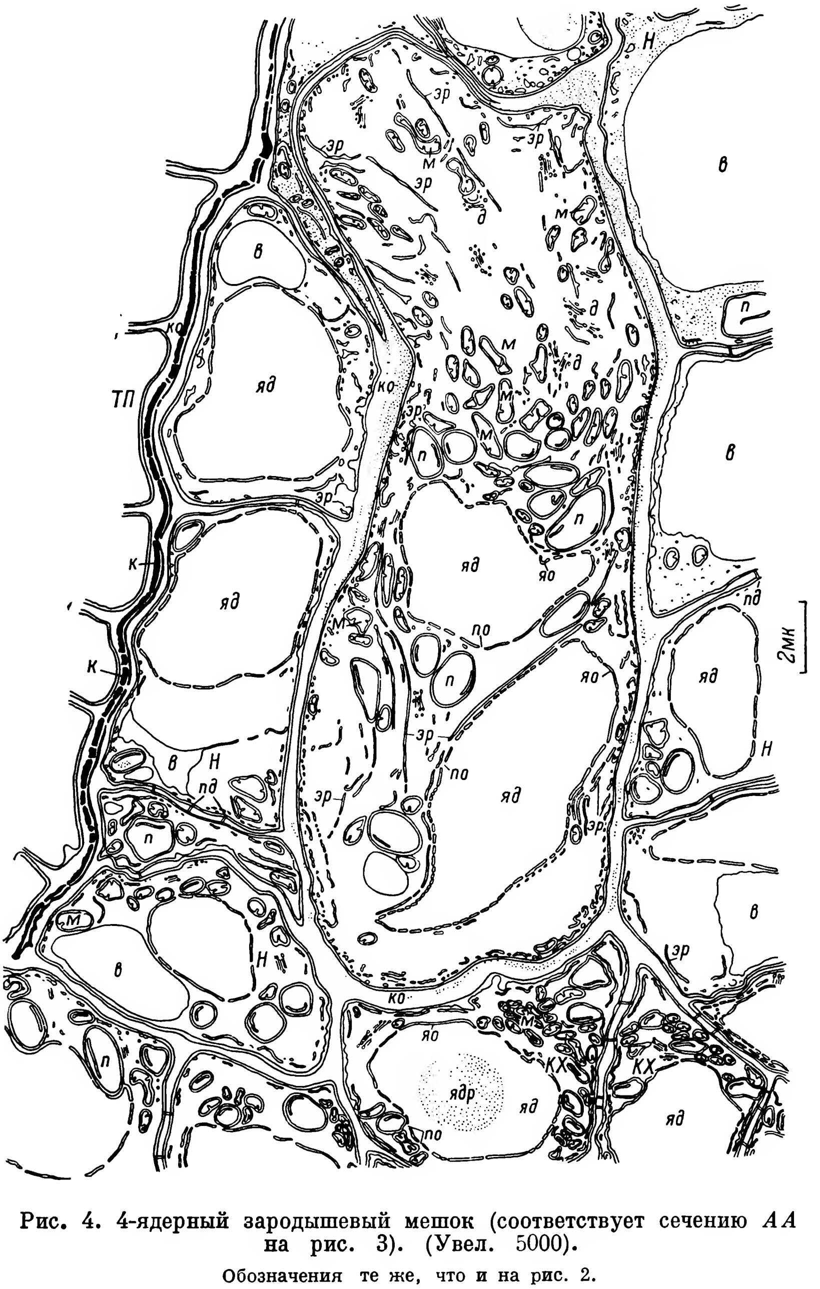


Рис. 4. 4-ядерный зародышевый мешок (соответствует сечению *АА* на рис. 3). (Увел. 5000).

Обозначения те же, что и на рис. 2.

много, они или свободные, или связаны с эндоплазматическим ретикулумом (эргастоплазма). В этих тяжах также просматриваются органеллы с плотным матриксом. Отдельные нуцеллярные клетки в этой зоне (сечение *ВВ* на рис. 3) выглядят интактными. Центральная вакуоль у них при фиксации осмием не выявляется, а в цитоплазме имеется несколько мелких вакуолей. Гиалоплазма светлая, с большим количеством свободных рибосом. Эндоплазматический ретикулум развит довольно хорошо, много митохондрий с большим количеством крист и диктиосом в состоянии гиперсекреции, пластиды редки. У таких клеток хорошо выражена смежная с гаметофитом оболочка.

Ближе к микропиле (сечение *CC* на рис. 3) от нуцеллуса остается только узкий тяж плотного осмиофильного, содержащего рибосомы вещества, в котором просматриваются цистерны эндоплазматического ретикулума. Тяж отделен от гаметофита узкой плотной негомогенной каймой, а от тапетума — оболочкой, ставшей прозрачной, очевидно, в результате ослизнения.

Клетки нуцеллуса по-прежнему отделены от интегументального тапетума узкой щелью и несут на смежных оболочках кутикулу. Кутикула нуцеллярных клеток сохраняет прежнюю толщину (0.07 μ), тапетальная же кутикула значительно (до 0.20 μ) утолщается. Такое строение кутикулы наблюдается при фиксации перманганатом в халазальной и в средней частях 4-ядерного зародышевого мешка (рис. 4). При осмиевой фиксации в средней части зародышевого мешка это соотношение размеров кутикулы обычно такое же, но в отдельных местах кутикула нуцеллярных клеток сильно утолщается и достигает толщины кутикулы тапетальных клеток, тапетальная же кутикула иногда утоньшается.

В микропилярной части гаметофита такого утолщения нуцеллярной кутикулы не наблюдается, напротив, она равномерно утоньшается.

При осмиевой фиксации, в отличие от перманганатной, наблюдаются различия в строении кутикулы нуцеллярных и тапетальных клеток. Если первая выглядит гомогенной, то во второй выявляются многочисленные глубокие прозрачные полосы, очевидно, представляющие собой складки.

Зрелый, готовый к оплодотворению, зародышевый мешок имеет средние размеры 320×80 μ. Его микропилярная зона включает яйцеклетку, синергиды и наиболее активную, содержащую ядро часть центральной клетки (рис. 5).

Грушевидной формы яйцеклетка обнаруживает полярность — цитоплазма и ядро находятся в апикальной, расширенной части, базальная суженная часть занята вакуолью. Ядро округлое, с ядрышком, содержащим несколько вакуолей. Синергиды довольно сильно вытянуты в длину, сужены в базальной части и заполняют микропиле. Они содержат густую цитоплазму, с хорошо заметными продольными мелкими вакуолями в средней и базальной частях, апикальная часть занята большой вакуолью. Удлиненные, хроматизованные ядра смещены к апикальной зоне.

Часть центральной клетки в виде своеобразной воронки окружает яйцевой аппарат, остальная же ее часть лежит ниже, занимая основной объем зародышевого мешка. Здесь большая часть площади среза занята вакуолью, которая пересекается тонкими цитоплазменными тяжами; наиболее мощный слой цитоплазмы центральной клетки и ее ядро находятся около яйцеклетки. Вторичное ядро имеет неправильную форму, содержит крупное ядрышко с вакуолями.

Зародышевый мешок граничит с вытянутыми в радиальном направлении и очень интенсивно окрашивающимися клетками тапетума; нуцеллус почти целиком разрушился, сохранившись лишь около антипод. Микропилярная часть синергид на одну треть выступает за пределы палисадных клеток эпидермиса интегумента.

На рис. 6 представлена схема (основанная на электронномикроскопических фотографиях) микропилярной зоны зрелого зародышевого мешка и соответствующая сечению *AA* на рис. 5 (фиксация перманганатом). На том же сечении, а также несколько ближе к микропиле исследован материал, фиксированный осмием.

Основную часть площади этого сечения зародышевого мешка занимает яйцеклетка. Полисахаридная оболочка у нее здесь отсутствует, а плазмалемма непосредственно контактирует с плазмалеммой синергид или центральной клетки. В отдельных местах плазмалемма яйцеклетки отходит от плазмалеммы смежных клеток, и здесь, как и в зародышевом мешке *Gossypium* (Jensen, 1965б) или *Crepis* (Godineau, 1966), обнаруживаются мембранные элементы. Однако отложение плотного вещества, которое отмечалось для *Capsella* (Schulz a. Jensen, 1968б), выявлено не было. Но у *Calendula* при фиксации осмием в местах контакта с синергидами плазмалемма яйцеклетки несет скопления темного вещества размером 0.07 μ (табл. III, *б*). Плазмодесмы в исследованной зоне яйцеклетки не обнаружены. Гиалоплазма прозрачная, свободных рибосом мало.

Преобладающим компонентом цитоплазмы является эндоплазматический ретикулум, занимающий основную площадь среза клетки. После фиксации осмием он обычно имеет вид коротких гранулярных цистерн (табл. III, *а*, *б*) с неправильными полостями и неправильным контуром, а также пузырьков. Иногда встречаются цистерны, собранные в группы. В прозрачном содержимом ретикулярных элементов наблюдаются редкие фибриллы. После фиксации перманганатом эндоплазматический ретикулум имеет вид анастомозирующих трубочек (рис. 6). Аппарат Гольджи представлен диктиосомами, состоящими из 4—6 подковообразно изогнутых (при обоих способах фиксации) цистерн, без признаков гиперсекреции: пузырьков Гольджи очень мало.

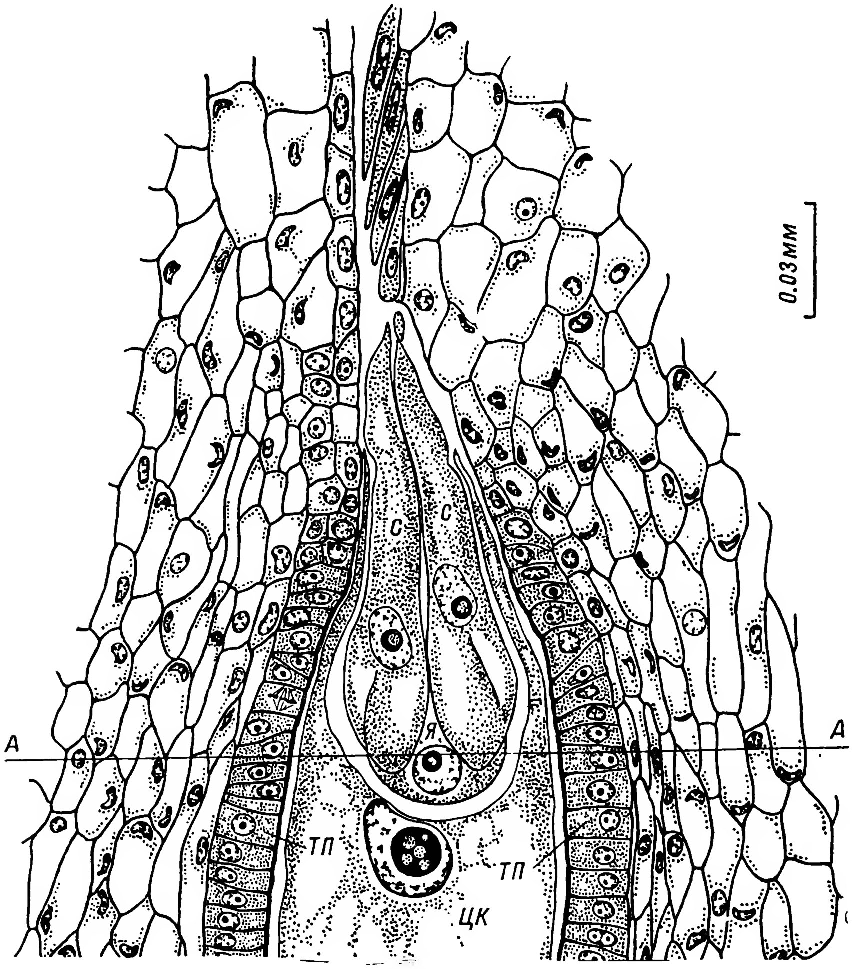


Рис. 5. Микропилярная часть зрелого зародышевого мешка.
Обозначения те же, что на рис. 2.

Многочисленные митохондрии распределены по всему сечению, но большая их часть приурочена к околоядерной зоне. После фиксации осмием они обнаруживают неправильную форму, иногда ветвистую или чашевидную, имеют перетяжки, волнистый контур (табл. III, *а*, *б*). После фиксации перманганатом форма митохондрий элипсоидальная, контур правильный. Кристы многочисленные, короткие, неразбухшие, матрикс

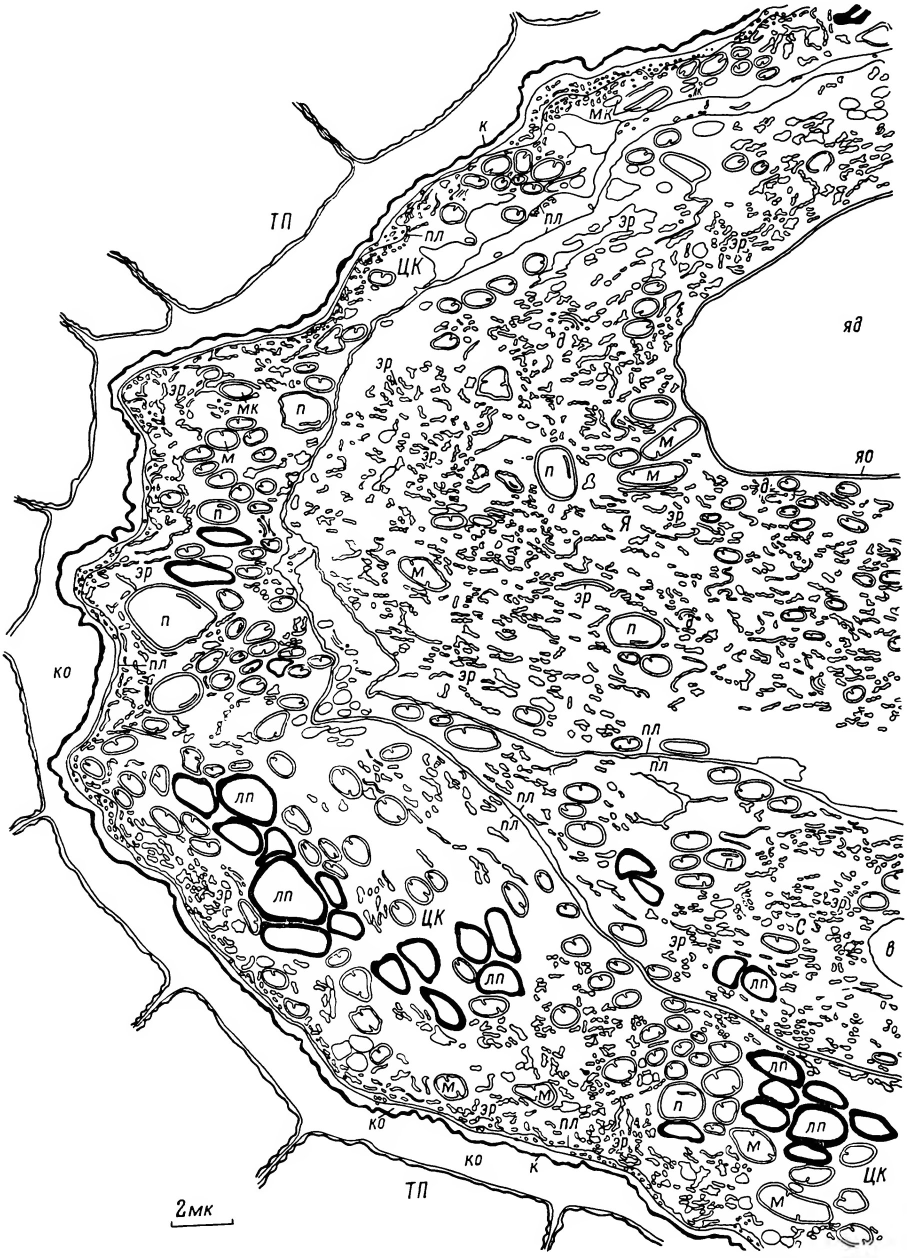


Рис. 6. Фрагмент микропилярной части зародышевого мешка (соответствует сечению *АА* на рис. 5). (Увел. 4400).

Обозначения те же, что и на рис. 2.

умеренной электронной плотности, интрамитохондриальных гранул не содержит (рис. 6, табл. III, *а*, *б*).

Пластидом представлен амилопластами, число которых меньше, чем митохондрий. Крупные крахмальные зерна в числе до 5—6 занимают основную площадь сечения пластиды. Форма и контур пластид такие же, как у митохондрий. Внутренняя мембранная система пластид представлена 2—3 короткими ламеллами. После фиксации осмием матрикс ами-

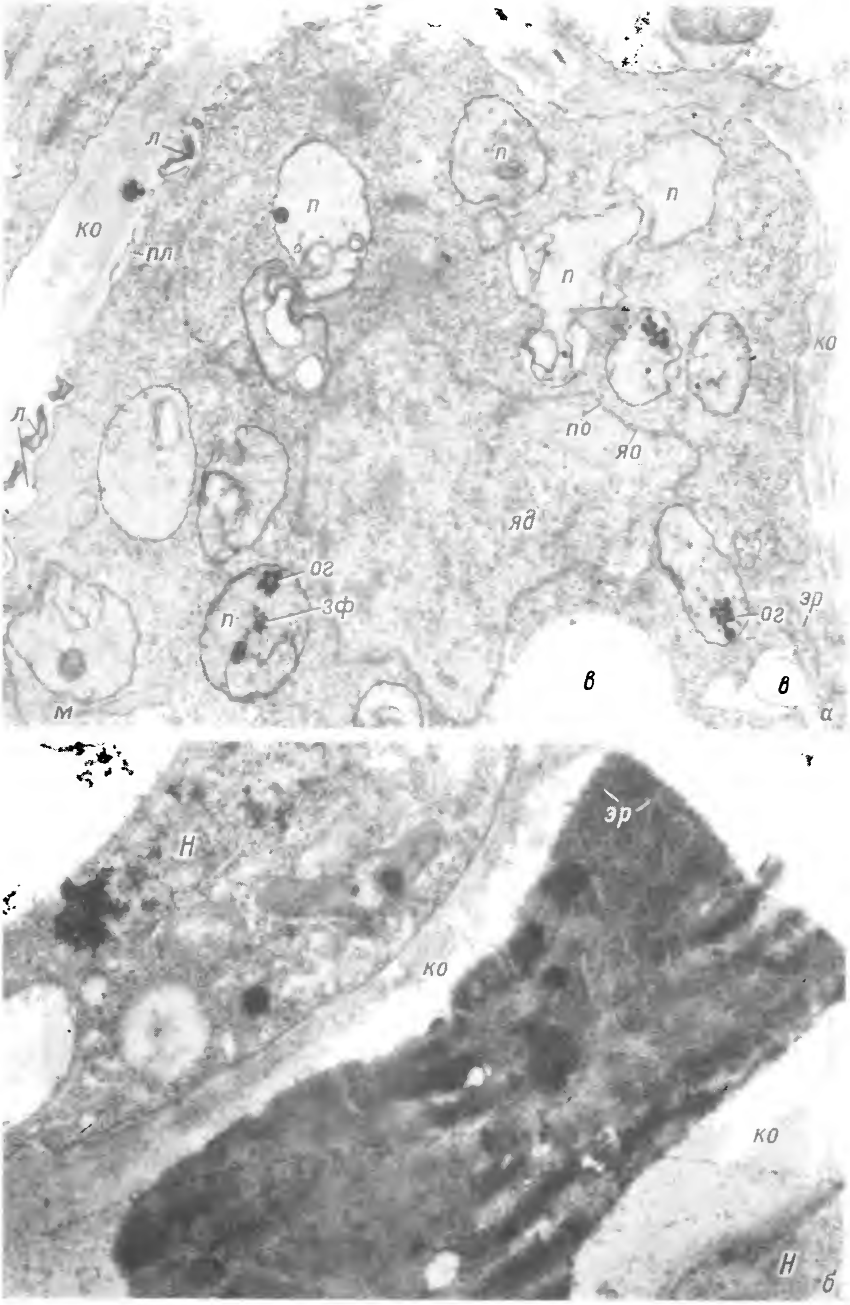


Таблица I

а — фрагмент материнской клетки зародышевого мешка (увел. 1400); *б* — фрагмент дегенерирующей мегаспоры (увел. 19 000); формальдегид-глутаральдегид. Обозначения те же, что и на рис. 2.

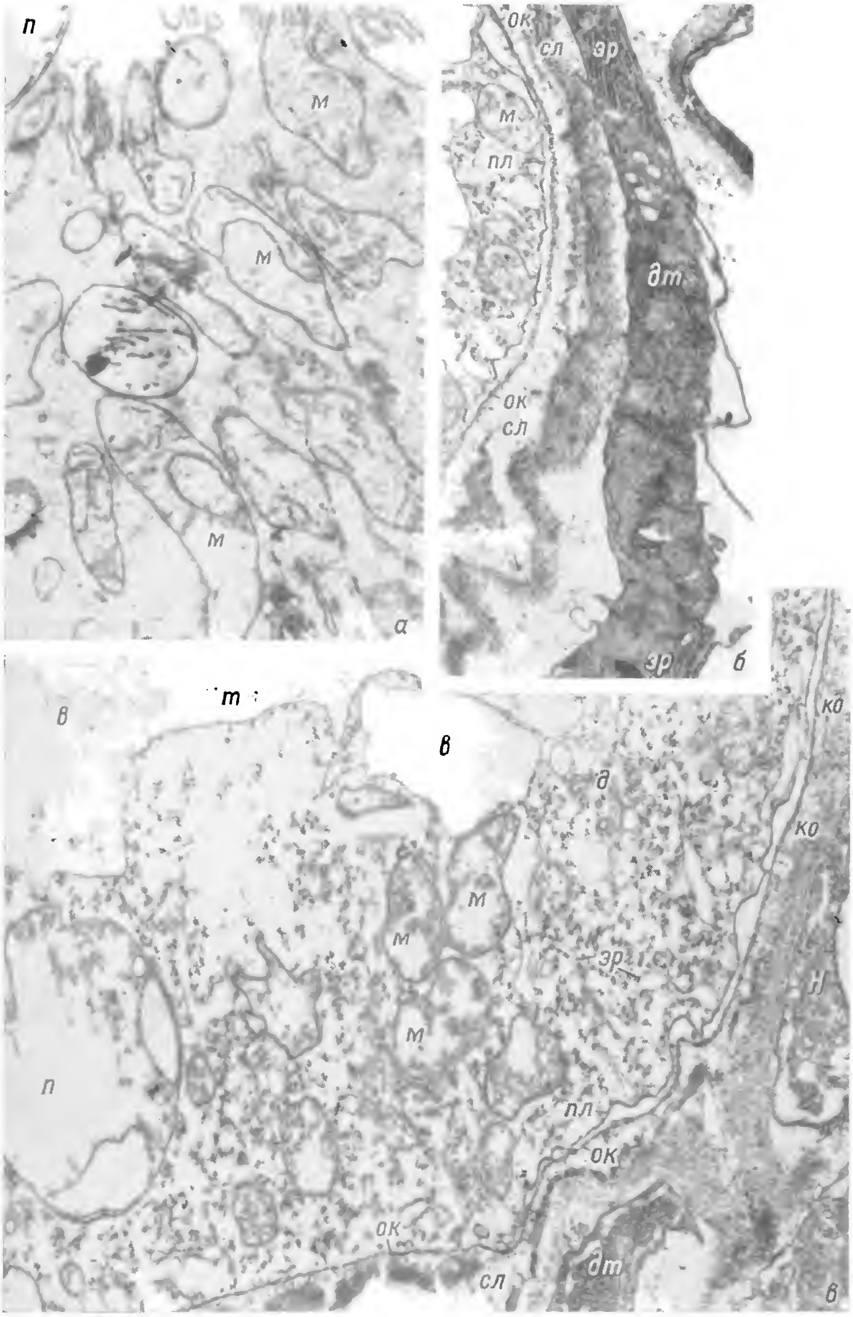


Таблица II

Фрагменты 4-ядерного зародышевого мешка и прилегающих клеток нуцеллуса.

а — митохондрии на уровне верхнего из халазальных ядер (перманганат, увел. 15 000); *б* — дегенерирующая нуцеллярная клетка (осмий, увел. 27 000); *в* — участок цитоплазмы зародышевого мешка в окружении нуцеллуса; *справа* — нуцеллярная клетка с хорошо видимой оболочкой, *внизу* — тяжи цитоплазмы; типичная оболочка, смежная с зародышевым мешком, не выявляется (осмий, увел. 29 000). Обозначения те же, что и на рис. 2.

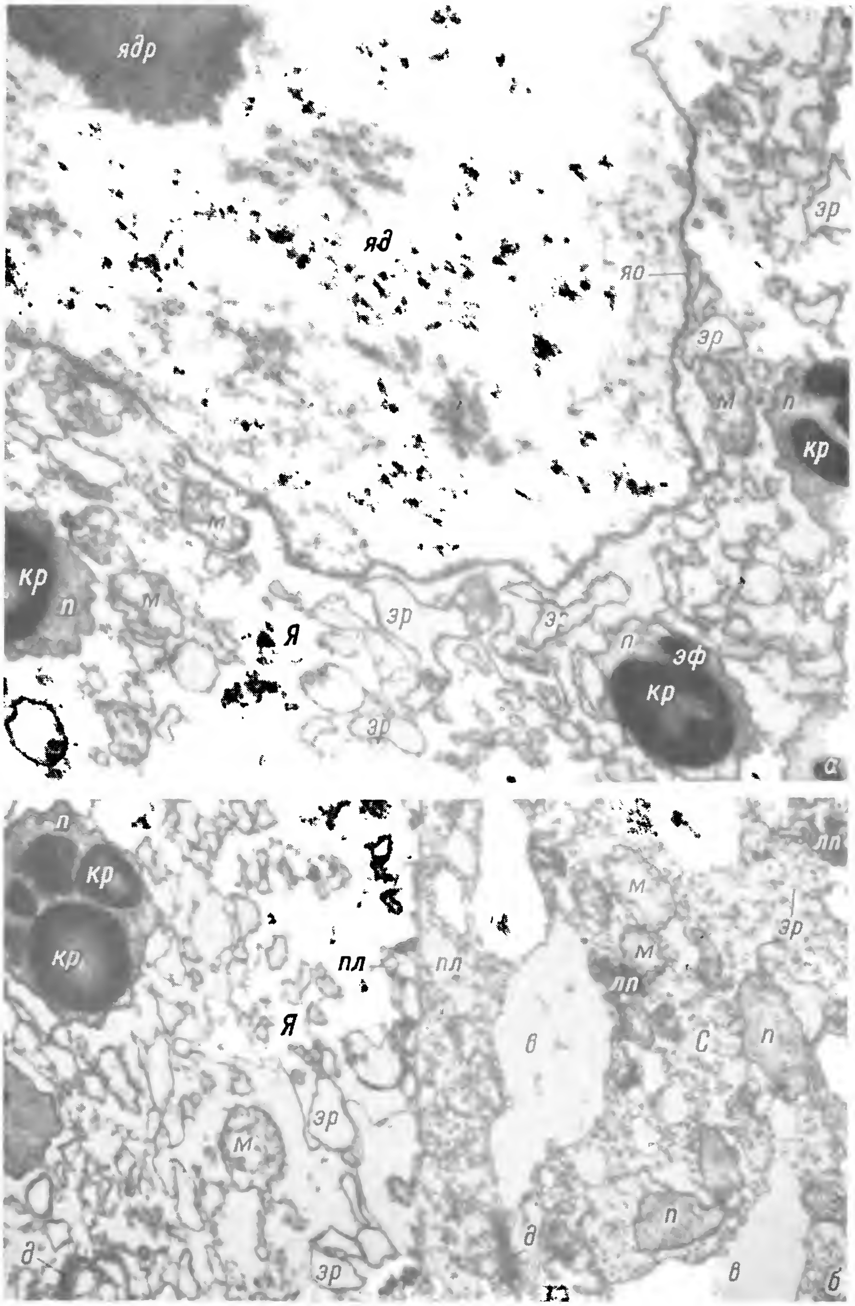


Таблица III

Фрагменты клеток яйцевого аппарата.

а — яйцеклетка (осмий, увел. 28 000); *б* — *слева* яйцеклетка, *справа* синергида (осмий, увел. 28 000). Обозначения те же, что и на рис. 2.

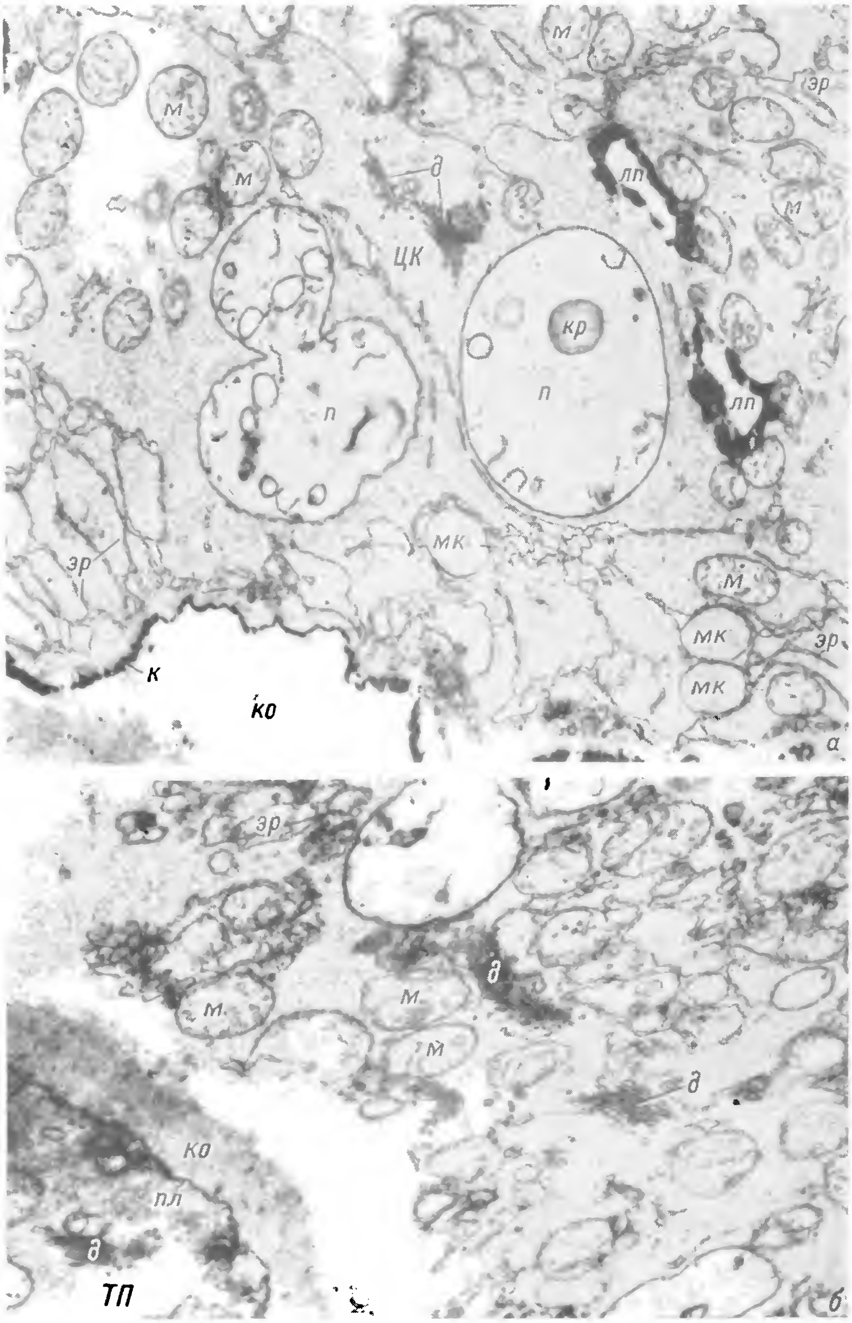


Таблица IV

а — фрагмент центральной клетки в зоне около ядра; *внизу* кутикула клетки интегументального тапетума (перманганат, увел. 20 000); *б* — скопление органелл между клеткой тапетума и центральной клеткой зародышевого мешка; *внизу слева* — клетка интегументального тапетума (перманганат, увел. 21 000). Обозначения те же, что и на рис. 2.

лопластов выглядит очень плотным, тонкогранулярным, иногда в нем выявляются скопления фитоферритина (рис. 6, табл. III, *а*, *б*).

Ядро после осмиевой фиксации имеет лопастную форму, прозрачную нуклеоплазму с фибриллами, диффузный хроматин и очень темное с вакуолями ядрышко. Ядерная оболочка с гранулярной наружной мембраной, без видимых пор. После фиксации перманганатом форма ядра правильная, содержимое гомогенное (рис. 6, табл. III, *а*).

Подобно яйцеклетке, синергиды на изученном материале лишены полисахаридной оболочки и контактируют со смежными клетками через систему плазмалемма—плазмалемма (рис. 6). Гиалоплазма электронно-прозрачная, свободных рибосом значительно больше, чем в яйцеклетке (табл. III, *б*). Эндоплазматический ретикулум развит почти так же сильно, однако он представлен здесь, как показывает осмиевая фиксация, скорее агранулярным типом — в форме прозрачных пузырьков различного размера. При перманганатной фиксации ретикулум имеет вид густой системы анастомозирующих трубочек (рис. 6). Аппарат Гольджи состоит из единичных диктиосом без признаков гиперсекреции. Митохондрии довольно многочисленные, имеют более правильную форму (после фиксации осмием), в остальном они не отличаются от митохондрий яйцеклетки (рис. 6, табл. III, *б*). Пластид меньше, и они ненамного крупнее митохондрий; некоторые из них обнаруживают перетяжки, которые, возможно, представляют собой картины их деления, имеют неправильную форму и плотный матрикс; в отличие от пластид яйцеклетки они не содержат крахмала и фитоферритина (табл. III, *б*). Отличительной чертой синергид является наличие многочисленных липидных включений, после осмиевой фиксации имеющих вид плотных образований звездчатой формы, а после фиксации перманганатом — прозрачных, с широкой темной каймой (табл. III, *б*, рис. 6).

Центральная клетка со всех сторон окружает яйцевой аппарат (рис. 6). Ее контакты с яйцеклеткой и синергидами описаны выше. С противоположной стороны, смежной с тапетальными клетками, можно видеть оболочку зернистого строения, толщиной 0.2—0.3 μ. Смежная с ней оболочка клеток тапетума имеет в 3—4 раза большую толщину (1.2 μ) и покрыта тонким (0.01 μ—0.10 μ) слоем кутикулы. Оболочка центральной клетки несет многочисленные протуберанцы, обращенные в сторону цитоплазмы. Плазмалемма вдоль оболочки центральной клетки имеет извилистые очертания и образует глубокие инвагинации. В пространстве между плазмалеммой и оболочкой можно видеть огромное количество разнообразных мембранных элементов в виде пузырьков и трубочек (особенно при фиксации перманганатом). Гиалоплазма плотная при осмиевой фиксации, с большим количеством свободных рибосом. В цитоплазме встречаются мелкие, неправильной формы вакуоли.

Эндоплазматический ретикулум является преобладающим компонентом цитоплазмы и в центральной клетке. После осмиевой фиксации он выявляется в виде довольно длинных цистерн, часто параллельных друг другу; большая часть их поверхности лишена прикрепленных рибосом. После перманганатной фиксации ретикулум выявляется в виде цистерн, трубочек и пузырьков (рис. 6). Аппарат Гольджи представлен единичными неактивными диктиосомами. Многочисленные митохондрии равномерно распределены по клетке. Их форма округлая при фиксации перманганатом, иногда вытянутая (рис. 6) и неправильная при осмиевой фиксации, с неправильным контуром. Матрикс, как и у пластид, плотный, кристы длинные (осмиевая фиксация), очень многочисленные. Пластид значительно меньше, чем митохондрий, размер их достигает 2 μ (при фиксации перманганатом) (рис. 6). Форма пластид, так же как и митохондрий, варьирует в зависимости от фиксатора. Внутренняя мембранная система представлена несколькими короткими ламеллами, матрикс плотный; на некоторых срезах пластид встречаются скопления фитоферритина и крахмальных зерен. Липидных включений очень много, они располагаются неравномерно и иногда собраны в большие группы (рис. 6).

В зоне около вторичного ядра (табл. IV, *а*) цитоплазма центральной клетки имеет некоторые специфические особенности строения. Здесь довольно часто встречаются неактивные диктиосомы, эндоплазматический ретикулум представлен в основном длинными анастомозирующими цистернами, крупных крахмалоносных пластид значительно больше. Иногда в этих пластидах заметны перетяжки, видимо, имеет место деление. Часто встречаются микротела, собранные в группы по 2—3. Они находятся в непосредственном контакте с эндоплазматическим ретикулумом. Липидных тел в этом районе центральной клетки меньше, чем в так называемом кармане.

В отдельных местах центральная клетка отделена от клеток тапетума довольно широкой зоной, в которой находится большое количество органелл (табл. IV, *б*); очевидно, они попали сюда в результате разрыва плазмалеммы, вызванного осмотическими силами, возникающими при проникновении фиксатора.

Обсуждение

В процессе гаметогенеза у *Calendula officinalis* наблюдаются закономерные изменения ультраструктуры мегагаметофита; эти изменения охватывают основные органеллы, они приводят к постепенному усложнению организации клеток и накоплению запасных питательных веществ (крахмала и липидов).

В зрелой мегаспоре эндоплазматический ретикулум слабо развит, митохондрии не несут признаков высокой активности, запасные вещества не аккумулируются. В целом протопласт мегаспоры построен подобно протопласту меристематической клетки. Вместе с тем в мегаспоре, значительно вытягивающейся в длину в процессе роста, происходит синтез компонентов цитоплазмы, ядра (подготовка к делению) и оболочки — процесс, в котором принимают участие аппарат Гольджи, гиалоплазма и ядро. В этот период происходит интенсивный обмен между цитоплазмой и ядром, на что указывают лопастной характер ядра и наличие многочисленных пор в ядерной оболочке.

Важнейшим источником питательных веществ для развивающейся мегаспоры, по-видимому, является содержимое трех дегенерирующих мегаспор, поскольку предполагают (Герасимова-Навашина, 1958), что запас пластических веществ первоначально распределяется равномерно между всеми четырьмя мегаспорами, а затем эти вещества всасываются остающейся халазальной мегаспорой из дегенерирующих. В связи с поглощением органических веществ и ростом оболочки мегаспоры представляет интерес выяснение характера ее оболочки и поверхности протопласта. Оболочка мегаспоры довольно сильно и неравномерно утолщена, имеет своеобразное строение и лишена плазмодесм — путей коммуникаций между клетками. Поверхность протопласта, очевидно, осуществляющего активный трансмембранный транспорт веществ, у остающейся мегаспоры сильно увеличена за счет пограничных образований, причем важно, что более всего это увеличение наблюдается у стенки, смежной с дегенерирующей мегаспорой.

Дегенерирующие мегаспоры проходят своеобразный жизненный цикл. В отличие от диплоидных растительных клеток, они не имеют фазы растяжения и вакуолизации, обычно предшествующей лизису. Постепенной деструкции различных органелл и просветления гиалоплазмы, как у стареющих соматических клеток, у них не наблюдается; напротив, отмирание сопровождается увеличением осмиофилии протопласта и одновременным исчезновением органелл, за исключением эндоплазматического ретикулума, который сохраняется дольше всего и, возможно, участвует в переводе содержимого мегаспоры в состояние, доступное для усвоения развивающейся мегаспорой.

Необходимо отметить, что в отличие от *Myosurus*, в мегаспоре которого митохондрии выглядят так же, как и пластиды (Woodcock a. Bell, 1968), митохондрии мегаспоры *Calendula* четко отличаются от пластид. Как митохондрии, так и пластиды распределены полярно, но первые приурочены к микропилярной зоне (где предполагается наличие интенсивного транспорта), а вторые — в основном к ядру. Однако митохондрий в зрелой мегаспоре ноготков немного, и после фиксации по Карновскому они едва заметны из-за низкого контраста мембран. В мегаспоре ноготков отсутствуют вакуоли, содержащие аморфное плотное вещество, и фрагменты мембран, обнаруженные у *Myosurus* (Woodcock a. Bell, 1968) и рассматриваемые как продукты дегенерации органелл. Однако у некоторых лейкопластов выявляются инвагинации, в которых находится цитоплазма. Такие инвагинации у пластид были обнаружены в меристематических клетках корней фасоли (Newcomb, 1967) и в волосках листа коровяка (Мирославов, неопубликованные данные). Предполагается, что изолированная таким образом гиалоплазма дегенерирует, а продукты распада поглощаются пластидой.

В 4-ядерном гаметофите, размер которого в 4 раза больше по сравнению с мегаспорой, изменения претерпевают почти все компоненты цитоплазмы. Они состоят в пролиферации гранулярного эндоплазматического ретикулума, увеличении числа и размеров митохондрий и приобретении ими признаков активности, увеличении числа активных диктиосом и пор в ядерной оболочке, образовании центральной вакуоли. Из пластид, число которых также возрастает, исчезают пластоглобулы, пузырьки и фитоферритин. Плазмалемма становится менее извилистой. Изменения претерпевает и клеточная оболочка. Особый интерес представляет исчезновение типичной оболочки и сохранение инвагинаций плазмалеммы в местах контакта гаметофита с отмершими и близкими к отмиранию клетками нуцеллуса, что, по-видимому, стоит в связи с абсорбцией гематофитом содержимого нуцеллярных клеток. В целом эти изменения свидетельствуют о повышенности активности 4-ядерного гаметофита по сравнению с одноядерным.

При образовании зрелого зародышевого мешка эндоплазматический ретикулум становится преобладающим компонентом цитоплазмы у всех его исследованных клеток и одновременно с этим наблюдается отчетливая дифференциация клеток по ультраструктуре. Так, в яйцеклетке преобладает гранулярный эндоплазматический ретикулум — мембранная система, ответственная в первую очередь за синтез и внутриклеточный транспорт белка, характерная для специализированных железистых клеток. В центральной клетке гранулярный ретикулум также сильно развит, но имеет несколько иную конфигурацию; в синергидах же преобладает скорее агранулярная форма ретикулума, по современным представлениям несущая иные функциональные нагрузки, чем у гранулярной формы. Интересно отметить, что ретикулум по-разному развит в яйцеклетке и синергидах различных растений. Так, слабо развит он в яйцеклетке у пастушьей сумки (Schulz a. Jensen, 1968б), кукурузы (Diboll, 1968) и даже у довольно близкородственной ноготкам скерды (Godineau, 1966). В то же время сильным развитием гранулярного ретикулума характеризуется яйцеклетка хлопчатника (Jensen, 1965б). В яйцеклетке льна имеются лишь отдельные участки, содержащие гранулярные элементы ретикулума (Vazart et Vazart, 1965, 1966а).

У ноготков не выявлено связи ретикулума с пластидами, диктиосомами и митохондриями, которая характерна для яйцеклетки хлопчатника (Jensen, 1965б) и гинкго (Camefort, 1965).

Сильное развитие гранулярного ретикулума отмечено для синергид кукурузы (Diboll, 1968) и пастушьей сумки (Schulz a. Jensen, 1968а). В цитоплазме синергид льна (Vazart et Vazart, 1965), скерды, цикория, горлюхи и ноготков (Godineau, 1966, 1969), фиксированных осмием, преобладают пузырьки, рассматриваемые этими авторами как производные эндоплазматического ретикулума и аппарата Гольджи. Однако недавно было показано (Васильев, 1969), что агранулярный ретикулум обычно фрагментируется на пузырьки при субоптимальной фиксации осмием.

Анализ представленных упомянутыми авторами микрофотографий синергид и наши данные убеждают в том, что у исследованных растений эти пузырьки представляют собой производные ретикулярных элементов и, таким образом, синергиды этих растений характеризуются преобладанием агранулярного ретикулума.

Развитие трубчатого агранулярного ретикулума характерно и для синергид *Gossypium* (Jensen, 1965а) и центральной клетки *Epidendrum* (Cocucci a. Jensen, 1969).

В процессе мегагаметогенеза *Calendula* не наблюдалось многократной трансформации цитоплазматических мембран, описанной для *Lilium* (Rodkievicz a. Mikulska, 1966а, б).

Яйцеклетка ноготков отличается от синергид обильным накоплением крахмала в лейкопластах, прозрачной гиалоплазмой с небольшим числом свободных рибосом, отсутствием липидных включений и некоторыми другими признаками. Характерно исчезновение пор в ядерной оболочке яйцеклетки зрелого зародышевого мешка. Однако в яйцеклетке пастушьей сумки этих пор много (Schulz a. Jensen, 1968б). Яйцеклетка отличается и от центральной клетки по строению митохондрий и пластид, по плотности гиалоплазмы, отсутствию микротел и липидных капель, а также по морфологии ретикулума. У *Gossypium* микротела («сферосомы») характерны для синергид и центральной клетки (Jensen, 1965а, б), у *Zea* для яйцеклетки (Diboll a. Larson, 1966).

Общим для исследованных компонентов зрелого зародышевого мешка *Calendula* является малоактивный аппарат Гольджи. Эта мембранная система не обнаруживает признаков высокой активности и в яйцеклетке других растений — *Capsella* (Schulz a. Jensen, 1968б), *Crepis* (Godineau, 1966), *Linum* (Vazart et Vazart, 1965), *Zea* (Diboll, 1968), *Gossypium* (Jensen, 1965б), а также в синергидах *Zea* и центральной клетке *Crepis*. В яйцеклетке *Epidendrum* диктиосомы вообще не были выявлены (Cocucci a. Jensen, 1969). Однако в синергидах *Capsella*, *Linum*, *Crepis*, *Gossypium*, а также в центральной клетке *Zea* аппарат Гольджи имел признаки гиперсекреции.

Таким образом, яйцеклетка, синергиды и центральная клетка зрелого зародышевого мешка ноготков обладают рядом морфологических признаков высокой активности и значительно отличаются друг от друга по ультраструктуре. Синергиды характеризуются сильным развитием агранулярного ретикулума, которое характерно также для синергид льна, скерды, горлюхи, цикория и хлопчатника. Эта особенность, а также некоторые другие признаки сближают синергиды с клетками стигматоидной ткани (Васильев, 1970), вырабатывающими хемотропно активное в отношении пыльцевых трубок вещество (Welk и др., 1965). Это вещество, как показали специальные опыты (Welk и др., 1965), синтезируется также и какими-то микропилярными клетками зародышевого мешка. Ультраструктурное сходство синергид со стигматоидными клетками указывает на то, что именно эти компоненты зародышевого мешка являются хемотропно активными.

Проведенный анализ приводит нас к заключению, что по особенностям эндоплазматического ретикулума, гиалоплазмы, пластид и митохондрий одни и те же компоненты зародышевого мешка настолько сильно различаются у разных видов растений, что пока нет возможности говорить об их общих чертах. Это положение, по-видимому, может быть распространено и на развивающийся спорофит (зародыш). Так, например, в клетках подвеска *Phaseolus* преобладающей структурой является трубчатый агранулярный ретикулум, в них имеется лабиринт оболочки (Schnepf a. Nagl, 1970); в клетках подвеска *Capsella* агранулярный ретикулум отсутствует, гранулярная же форма не является преобладающим компонентом цитоплазмы, лабиринт оболочки обнаружен (Schulz a. Jensen, 1968б).

Клетки нуцеллуса до наступления фазы дегенерации имеют ультраструктуру, характерную для обычных паренхимных клеток. В отличие от нуцеллуса хлопчатника (Jensen, 1965в) они не накапливают белок в сферических расширениях эндоплазматического ретикулума. Дегенерации нуцеллярных клеток ноготков, начинающейся с микропилярной части семезачатка и постепенно продвигающейся к его халазальной части, предшествуют процессы локального автолиза, морфологическим выражением которого является наличие в вакуолях мембранных элементов. Сохранение и даже утолщение кутикулы со стороны интегумента и исчезновение типичной оболочки в местах контакта дегенерирующих нуцеллярных клеток с зародышевым мешком у ноготков, по-видимому, указывают на передвижение части освобождающихся при разрушении клеток питательных веществ в сторону зародышевого мешка. Часть веществ превращается в слизь, которая, по-видимому, создает благоприятные условия для скользящего роста мегагаметофита вдоль интегумента. Гранулярный ретикулум, сохраняющийся на поздних этапах лизиса клеток, вероятно, принимает участие в синтезе гидролитических ферментов, необходимых для перевода органических веществ нуцеллярных клеток в состояние, доступное для усвоения компонентами зародышевого мешка.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев А. Е. (1969). Особенности эндоплазматического ретикулума в выделительных клетках борщевика. Цитология, 11, 3. — Васильев А. Е. (1970). Ультраструктура стигматоидных клеток *Lilium*. Физиолог. раст., 17, 6. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1958). О гаметофите и об основных чертах развития и функционирования воспроизводящих элементов у покрытосеменных растений. Пробл. бот., III. — Гуляев В. А. и Е. Н. Герасимова-Навашина. (1968). Изучение процесса оплодотворения с помощью электронного микроскопа. В сб.: Матер. Всес. симп. по эмбриолог. раст., Киев : 53. — Camefort H. (1965). L'organization du protoplasme dans le gamète femell, on oosphère, du *Ginkgo biloba*. Journ. Microsc., 4, 4. — Cocucci A. a. W. A. Jensen. (1969). Orchid embryology: megagametophyte of *Epidendrum scutela* following fertilization. Amer. Journ. Bot., 56, 6. — Diboll A. G. (1968). Fine structural development of the megagametophyte of *Zea mays* following fertilization. Amer. Journ. Bot., 55, 7. — Diboll A. G. a. D. A. Larson. (1969). An electron microscopic study of the mature megagametophyte in *Zea mays*. Amer. Journ. Bot., 53, 4. — Eymé J. (1965). Recherches sur la constitution cytoplasmique de l'archéspore et du sac embryonnaire de *Lilium candidum* L. Botaniste, 48. — Godineau J. C. (1966). Ultrastructure du sac embryonnaire du *Crepis tectorum* L.: Les cellules du pôle micropylaire. C. R. Acad. Sci., Paris, 263, 12. — Godineau J. C. (1968). Ultrastructure des différents tissus de l'ovule du *Crepis tectorum* L. au moment, de la prophase meiotique. Données sur le cytoplasme de la cellule-mère des megaspores. C. R. Acad. Sci., Paris, 266, 10. — Godineau J. C. (1969). Ultrastructure des synergides chez quelques Composées. Rev. Cytol. et Biol. vég., 32, 3—4. — Israel H. W. a. Y. Sagawa. (1964). Post-pollination ovule development in *Dendrobium* orchids. II. Fine structure of the nucellar and archesporial phases. Caryologia, 17, 2. — Israel H. W. a. Y. Sagawa. (1965). Post-pollination ovule development in *Dendrobium* orchids. III. Fine structure of meiotic prophase I. Caryologia, 18, 1. — Jensen W. A. (1965a). The ultrastructure and histochemistry of the synergids of cotton. Amer. Journ. Bot., 52, 3. — Jensen W. A. (1965б). The ultrastructure and composition of the egg and central cell of cotton. Amer. Journ. Bot., 52, 8. — Jensen W. A. (1965в). The composition and ultrastructure of the nucellus in cotton. Journ. Ultrastruct. Res., 13, 1—2. — Jensen W. A. (1968). Cotton embryogenesis: the tube-containing endoplasmic reticulum. Journ. Ultrastruct. Res., 22, 3—4. — Karnovsky M. J. (1965). A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron microscopy. Journ. Cell. Biol., 27, 1. — Newcomb E. H. (1967). Fine structure of protein-storing plastids in bean root tips. Journ. Cell. Biol., 33, 1. — Perrin A. (1970). Diversité des formes d'accumulation de la phytoferritine dans les celles constituant l'épithème des hydathodes de *Taraxacum officinale* Weber et *Saxifraga aizoon* Jacq. Planta, 93, 1. — Rodkiewicz B. a. E. Mikulska. (1965). Electron microscope observations of endoplasmic reticulum in *Lilium* megasporocyte. Flora, 155, 3. — Rodkiewicz B. a. E. Mikulska. (1966a). Cytoplasmic structures in a developing embryo sac studied by electron microscopy. Acta Soc. Bot. Polon., 35, 2. — Rodkiewicz B. a. E. Mikulska. (1966б). Fine structure of the cytoplasm in the lily embryo with dividing micropylar nuclei. Flora, 156, 5. — Schnepf E. a. W. Nagl. (1970). Über einige Strukturbesonderheiten der Suspensorzellen von *Phaseolus vulgaris*. Protoplasma, 69, 1. — Schulz S. R. a. W. A. Jensen. (1968a). *Capsella* embryogenesis: the synergids before and after fertilization. Amer. Journ. Bot., 55, 5. — Schulz S. R. a W. A. Jensen. (1968б). *Capsella* embryogenesis: the egg, zygote and young embryo. Amer. Journ. Bot., 55, 7. — Vazart J. (1968). Infrastructure de l'ovule du lin, *Linum usitatissimum* L. Le complexe antipodial. C. R. Acad. Sci., Paris, 266, 3. — Vazart B.

et J. Vazart. (1965). Infrastructure de l'ovule de lin, *Linum usitatissimum* L. Les cellules du sac embryonnaire. C. R. Acad. Sci., Paris, 261, 17. — Vazart B. et J. Vazart. (1966a). Infrastructure du sac embryonnaire du lin (*Linum usitatissimum* L.). Rev. Cytol. et Biol. vég., 29, 3—4. — Vazart B. et J. Vazart. (1966б). Disposition et infrastructure des cellules du sac embryonnaire du lin. Journ. Misrosc., 5, 3. — Welk M., W. F. Millington a. W. G. Rosen. (1965). Chemotropic activity and pathway of the pollen tube in lily. Amer. Journ. Bot., 52, 8. — Went J. L. van. (1970a). The ultrastructure of the egg and central cell of *Petunia*. Acta Bot. Neerl., 9, 3. — Went J. L. van. (1970б). The ultrastructure of the synergids of *Petunia*. Acta Bot. Neerl., 19, 2. — Woodcock C. L. F. a. P. R. Bell. (1968). Features of the Ultrastructure of the Female Gametophyte of *Myosurus minimus*. Journ. Ultrastruct. Res., 22, 5—6.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 6 V 1970).

SUMMARY

A gradual complication of the ultrastructure of the megagametophyte and the accumulation of reserve nutrient substances (starch and lipids) are observed in the course of gametogenesis in *Calendula officinalis* L. The ultrastructure of the protoplast of the embryo-sac mother cell is on the whole similar to that of a meristematic cell. The structural changes characteristic of the quadri-nuclear gametophyte afford the evidence in favour of the increased activity of all the organelles except plastids. A distinct differentiation in the ultrastructure of cells is observed in the mature embryo-sac: in the egg cell and the central cell there predominates the granular reticulum, while the agranular reticulum prevails in the synergids. Starch is stored abundantly in the egg cell, whereas lipids are the principal reserve nutrient substances in the synergids, both starch and lipids being deposited in the central cell. The structure of the cell wall of the gametophyte, its modifications associated with the transport of nutrients and the degenerative changes of the nucellar cells are described.

УДК 581.824 : 581.44.582.736/.739

Е. П. Жоголева

АНАТОМИЯ УЗЛА У ДВУХ ВИДОВ ВЫСОКОГОРНЫХ ПОДУШКОВИДНЫХ ЭСПАРЦЕТОВ *ONOBRYCHIS ECHIDNA* LIPSKY И *O. CORNUTA* (L.) DESV.

С 4 рисунками

E. P. ZHOGOLEVA. NODAL ANATOMY IN TWO SPECIES OF HIGH-MOUNTAIN CUSHION-LIKE SAINFOINS *ONOBRYCHIS ECHIDNA* LIPSKY AND *O. CORNUTA* (L.) DESV. (*LEGUMINOSAE*)

Однолетние побеги *Onobrychis echidna* Lipsky и *O. cornuta* (L.) Desv. (*Leguminosae*) — подушковидных кустарников Средней Азии — имеют своеобразное листорасположение, которое накладывает отпечаток на внутреннюю структуру. Листовой след трехпучковый трехлакунный, и внедрение его в стебель осуществляется на протяжении узла соответствующего листа и нижележащего междоузлия. Медианные пучки листового следа у *O. echidna*, внедрившись через самостоятельные лакуны, сохраняют индивидуальность на протяжении трех междоузлий, а у *O. cornuta* они не теряют своей самостоятельности на протяжении всего одногодичного побега.

В строении центрального цилиндра *O. echidna* и *O. cornuta* наблюдаются различия. У *O. echidna* на протяжении всего годичного побега сохраняется пучковая структура. У *O. cornuta* центральный цилиндр построен более компактно, вторичная ксилема и флоэма, включая твердый луб, образуют сплошной цилиндр.

У обоих видов листорасположение близкое к супротивно-очередному. Однако листья не располагаются точно по ортостихам, а каждый последующий узел сдвинут по отношению к предыдущему на несколько градусов; таким образом, тип листорасположения может быть определен как промежуточный между спиральным и супротивно-очередным. Структура анатомии узла полностью соответствует типу листорасположения. По мере внедрения медианные пучки нечетных листьев располагаются с одной стороны центрального цилиндра, а четных — с противоположной, при этом наблюдается смещение проводящих пучков в направлении движения часовой стрелки.

Занимаясь исследованием анатомии узла, Синнотт (Sinnott, 1914) показал, что изучение особенностей вхождения листовых следов в стебель может содействовать разработке естественной классификации растений, в особенности покрытосеменных. Изучив большое число видов, он пришел к выводу, что трехлакунная структура узла является примитивной для покрытосеменных. Долгое время большинство авторов придерживалось этой точки зрения, но в 1956 г. Бейли (Bailey, 1956) подверг ее переоценке, высказав мнение, что трехлакунная структура узла не является во всех случаях примитивной, а в отдельных линиях развития могла образоваться из однолакунной. В то же время, по мнению А. Л. Тахтаджяна (1964), вероятнее всего первичным типом узла у покрытосеменных является узел с тремя или большим числом лакун.

Изучением узла у представителей сем. *Leguminosae* занимались многие исследователи (Compton, 1912—1913; Winter, 1932; Hayward, 1938; Мокеева, 1940; Dormer, 1945, 1946, 1953, 1954; Завалишина, 1947; Ball, 1948; Snow a. Snow, 1948; Duchaigne, 1949; James, 1950; Анели, 1953; O'Neill, 1961; Данилова и Лузина, 1962; Панкова и Никитин, 1962; Toma, 1968). Оказалось, что почти все представители этого семейства, как древесные, так и травянистые, имеют трехлакунную трехпучковую структуру узла. Только Н. А. Анели (1953) указывает, что представители родов *Pueraria, Phaseolus, Maakia* и *Cladrastis* имеют 5-лакунный след. Однако в его работе не приводится детального анализа структуры узла. Хотя сем. *Leguminosae* уделено значительное внимание, все же изучено еще слишком мало представителей этой огромной группы растений, чтобы данные нодальной анатомии можно было использовать для обоснований направления эволюции в этом семействе. Так, например, не изучена нодальная анатомия у видов рода *Onobrychis*, служивших объектами нашей работы.

Методика и материал

Нами изучено два вида эспарцетов — *Onobrychis echidna* Lipsky и *O. cornuta* (L.) Desv., которые Ширяев (Širjaev, 1925) относит к секции *Dendrobrychis* DC. подрода *Euonobrychis* Bge. сем. *Leguminosae.* При этом он включает их в разные ряды этой секции: *O. echidna* во второй ряд — *Litvinovianae* Šir., а *O. cornuta* — в первый ряд — *Dilsianae* Šir. Растения этих видов представляют собой ветвистые колючие подушковидные кустарники, у которых живыми остаются только последние 5—9 листьев каждого побега. Листья непарноперистые, с прилистниками, имеют от 4 до 5—9 пар листочков. Каждый побег заканчивается терминальной почкой, что указывает на сохранение в течение всей жизни моноподиального нарастания (Культиасов, 1962). Отличия у этих видов такие: у *O. echidna* одревесневает рахис, который превращается в крепкую колючку, а у *O. cornuta* одревесневает ось соцветия.

Растения обоих видов были собраны в Средней Азии на Анзобском перевале Гиссарского хребта на высоте 3400 м над ур. м. Материал фиксировался в смеси 70° спирта и 40% формалина в пропорции 9 : 1, после чего промывался и пропитывался парафином по общепринятой методике. Срезы окрашивались по способу Е. С. Аксенова (1967).

Ход проводящих пучков в одногодичном побеге изучался на серийных срезах.

Нами приняты обозначения отдельных пучков в листовом следе по системе Грави (Gravis, 1935 — цит. по: Завалишиной, 1947): для медианного проводящего пучка — *M*, для латеральных пучков — *L′*, для пучков прилистников — *S*, а для пучков, образованных слиянием латеральных пучков листовой пластинки и пучков прилистников, — *L*.

Результаты

Onobrychis echidna Lipsky. На рис. 1 изображены схемы поперечных срезов нескольких узлов и междоузлий побега.

Как видно (рис. 1, *1*), основание листа вместе с прилистниками образует замкнутое влагалище, которое полностью охватывает стебель в районе узла. На этом уровне к крупным боковым жилкам вплотную подходят пучки прилистников. Непосредственно перед узлом боковые жилки листа и пучки прилистников сливаются, так что проводящая система основания листа представлена тремя пучками: медианным и двумя латеральными, которые независимо друг от друга входят в стебель. Таким образом, *O. echidna* свойствен трехлакунный трехпучковый след. Внедрение всех трех пучков листового следа в центральный цилиндр осуществляется на протяжении узла соответствующего листа и нижележащего междоузлия. На уровне следующего узла (при наблюдении сверху) внедрение проводящих пучков в центральный цилиндр заканчивается (см. листовой след $L_3M_3L_3$, рис. 1, *2—5*). Пучки листового следа, внедрившись через самостоятельные лакуны, на некотором протяжении стебля сохраняют индивидуальность. На рис. 1 можно проследить судьбу каждого из пучков листового следа 4-го листа. Так, медианный пучок M_4, войдя в стебель в 4-м узле, на протяжении всего нижележащего междоузлия постепенно приближается к центральному цилиндру, внедряясь окончательно в него в начале 6-го узла (рис. 1, *4—5*). После внедрения в центральный цилиндр M_4 прослеживается в виде индивидуального пучка на протяжении трех междоузлий, а затем в начале 4-го узла он сливается с пучками вышерасположенных листьев, образуя синтетический пучок. Латеральные пучки сохраняют индивидуальность на протяжении только одного междоузлия и сливаются с пучками вышерасположенных листьев в следующем узле.

Ход пучков нижерасположенных листьев такой же. На рис. 1, *1—9* может быть прослежен ход пучков 5-го и 6-го листьев с момента их внедре-

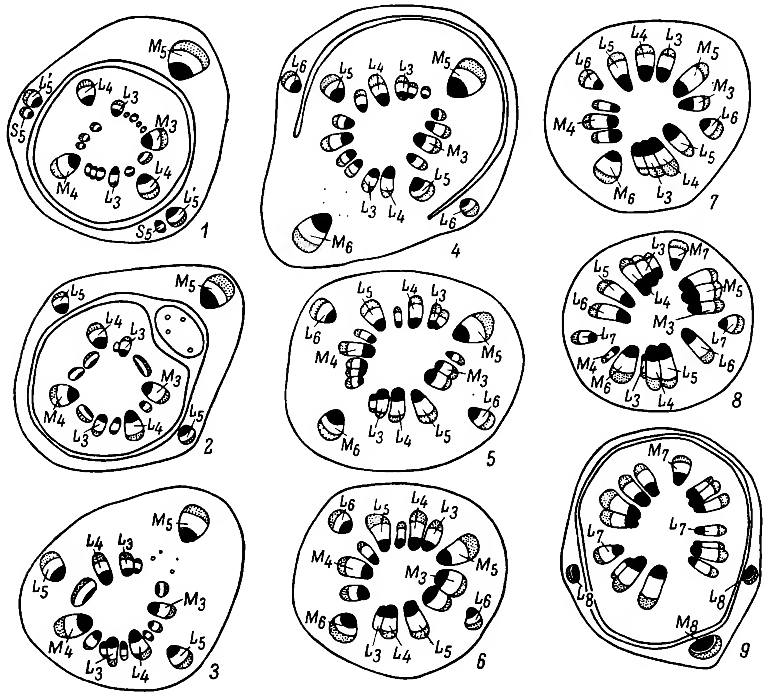


Рис. 1. Структура проводящего аппарата в узлах и междоузлиях побега *Onobrychis echidna*.

Фрагменты поперечных срезов: *1—2* — средней части 4-го междоузлия; *3* — узла 5-го листа; *4* — узла 6-го листа; *5* — верхней части 6-го междоузлия; *6—7* — узла 7-го листа; *8—9* — зрелой части стебля.

Обозначения на рис. 1 и 3: ксилема залита тушью, лубяные волокна обозначены точками; на рис. 3 в зрелой части стебля в ксилеме выделены сосуды проводящих пучков; обозначения пучков в листовом следе — по Грави.

ния в центральный цилиндр стебля до образования синтетических пучков в центральном цилиндре.

Поскольку у *O. echidna* междоузлия сильно укорочены, перестройка проводящей системы между двумя узлами совершается на незначительном отрезке стебля. В связи с этим структура междоузлия весьма динамична: на серийных срезах можно проследить, что перестройка осуществляется на протяжении всего междоузлия.

На поперечном срезе, проведенном через середину междоузлия, выделяются обычно несколько крупных самостоятельных проводящих пучков. Самыми крупными из них являются медианные пучки двух ближайших листьев (на рис. 1, *1* — M_3 и M_4). Располагаются они в этом месте под углом в 150—160° по отношению друг к другу. Латеральные пучки нижнего из двух листьев в средней части междоузлия несколько выступают за пределы центрального цилиндра, располагаясь в коровой части стебля, а латеральные пучки вышерасположенного листа самостоятельно входят в состав центрального цилиндра (рис. 1, *6*). Кроме того, на срезе можно различить в виде отдельных пучков систему листового следа еще одного, вышерасположенного листа ($L_4M_4L_4$). Остальные листовые следы входят в состав синтетических пучков.

На поперечных срезах можно проследить также судьбу проводящих пучков боковых побегов (рис. 1, *3—5*). Проводящие пучки почки, входя в стебель одновременно с медианным пучком листа, большую часть нижерасположенного междоузлия проходят самостоятельно, но к моменту полного внедрения пучков следующего листа они сливаются по обе стороны от медианной жилки своего узла с синтетическими пучками.

Рис. 1, *8—9* и рис. 4, *а* отражают расположение проводящих пучков в зрелой части побега. Медианные пучки M_4 и M_6 листьев 4-го и 6-го (т. е. четные номера) располагаются с одной стороны центрального цилиндра, а медианные пучки M_3, M_5 и M_7 листьев 3-го, 5-го и 7-го (нечетные номера) — с другой стороны. Этот порядок внедрения медианных пучков в центральный цилиндр соответствует супротивноочередному расположению листьев с тенденцией к спиральному. Медианные пучки, как мы видели выше, сохраняют индивидуальность довольно длительное время, проходя через три узла побега. В связи с этим наблюдается смещение по часовой стрелке каждого из последующих медианных пучков (рис. 2).

Определенная закономерность наблюдается также и во взаимном расположении латеральных пучков. Каждый следующий латеральный пучок, входя в центральный цилиндр, вступает в контакт с предыдущим латеральным пучком. Поскольку смещение положения каждого из последующих пучков происходит в направлении движения часовой стрелки, на рис. 1, *8* мы наблюдаем такой порядок расположения латеральных пучков по отношению к медианным пучкам: $L_3L_4L_5L_6L_7M_3 \cdot L_3L_4L_5L_6L_7$; $L_7L_6L_5L_4M_4L_7L_6L_5L_4L_3$; $L_3L_4L_5L_6L_7M_5 \cdot L_3L_4L_5L_6L_7$ и т. д. Таким образом, из двух латеральных пучков, относящихся к одному листу, в центральном цилиндре один оказывается ближе к медианному пучку своего листа, а второй более удаленным от него.

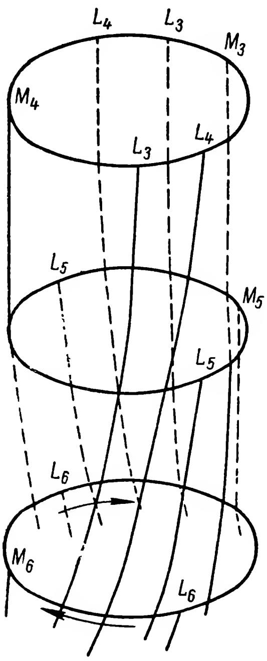


Рис. 2. Ход проводящих пучков на протяжении трех узлов у *Onobrychis echidna* и *O. cornuta*.

Стрелкой показано смещение проводящих пучков по мере внедрения их в стебель. Обозначения пучков по Грави.

O. cornuta (L.) Desv. На рис. 3 изображены схемы четырех узлов и междоузлий побега.

Как видно из рис. 3, *1*, лист со сросшимися прилистниками охватывает стебель в районе узла, но не образует замкнутого влагалища. В основании листа (рис. 3, *1—3*) все пучки самостоятельны ($S_5L'_5M_5L'_5S_5$ и $S_4L'_4M_4L'_4S_4$). Несколько ниже, перед узлом, крупные латеральные жилки листа сливаются с пучками прилистников. Следовательно, листовой след в верхней части узла представлен тремя проводящими пучками: медианным и двумя латеральными, которые входят независимо друг от друга. Таким образом, для *O. cornuta*, как и для *O. echidna*, характерен трехпучковый трехлакунный след. Внедрение пучков в стебель происходит на протяжении соответствующего узла, нижележащего междоузлия и заканчивается в верхней части следующего узла (рис. 3, *1—4* — листовые следы $L_4M_4L_4$, $L_5M_5L_5$), т. е. так же, как и у *O. echidna*, несмотря на то, что междоузлие у *O. cornuta* более вытянуто, чем у *O. echidna*.

Пучки листового следа, внедрившись в центральный цилиндр через самостоятельные лакуны, на протяжении всего однолетнего побега не теряют своей самостоятельности. На рис. 3 можно проследить судьбу каждого из пучков всех листовых следов, внедрившихся на протяжении четырех междоузлий.

В середине междоузлия под пятым узлом на поперечном срезе (рис. 3, *5—6*) выделяется несколько крупных пучков. Это медианный пучок только что внедрившегося листового следа (M_5) и двух латеральных (L_5), медианный пучок предыдущего листа (M_4) и меньшие по размеру латеральные пучки (L_4). Все эти пучки соединены между собой мало дифференцированной зоной проводящей ткани; позже в этой зоне

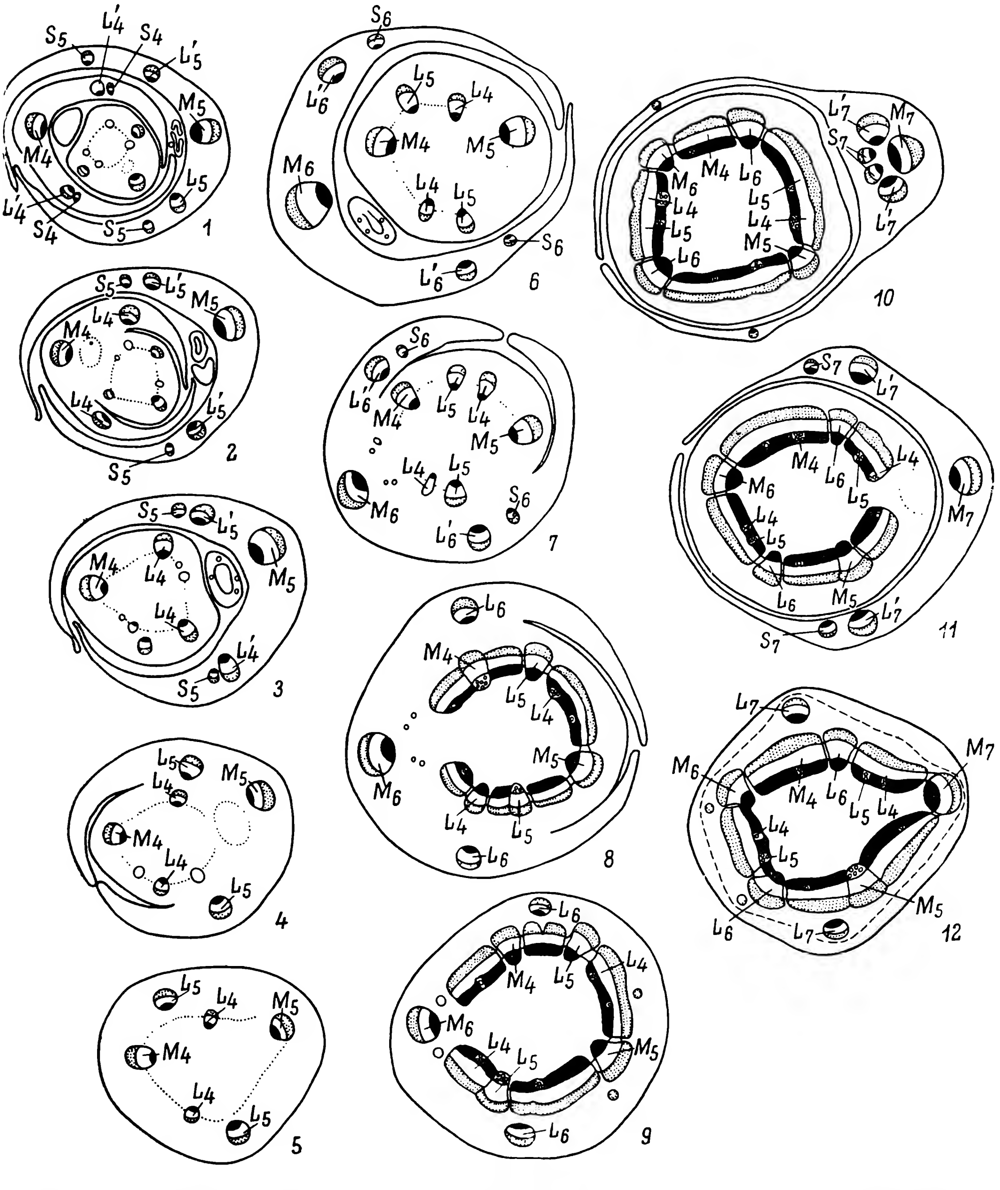


Рис. 3. Структура проводящего аппарата в узлах и междоузлиях побега *Onobrychis cornuta*.

Фрагменты поперечных срезов: *1* — узла 3-го листа; *2* — верхней части узла 4-го листа; *3* — средней части междоузлия этого же листа; *4* — верхней части узла 5-го листа; *5* — узла этого же листа; *6* — средней части междоузлия этого же листа; *7—8* — узла 6-го листа; *9* — верхней части междоузлия ниже этого же листа; *10* — средней части зрелого стебля в данном междоузлии; *11* — над узлом прошлогоднего листа; *12* — узла прошлогоднего листа. Обозначения те же, что на рис. 1.

дифференцируются листовые следы верхних листьев (рис. 4, *б*). В нижней части побега в это время в стебле закладывается феллоген, и структура междоузлий сильно отличается от структуры верхних междоузлий (рис. 4, *в*).

Проводящие пучки листового следа, только что внедрившегося в центральный цилиндр, хорошо отличимы. Они более крупные, обладают более дифференцированной ксилемой и сильно развитым твердым лубом. Участки лубяных волокон, принадлежащие крупным пучкам, более или менее обособлены или сливаются в сплошные массивы твердого луба. Лубяные волокна, как и волокна либриформа, одревесневают.

Рис. 3, *12* отражает строение самого старого — нижнего узла. Медианные пучки M_4 и M_6 листовых следов одногодичного побега, т. е. пучки четных листьев, располагаются с одной стороны центрального цилиндра, а медианные пучки M_5 и M_7 (нечетные) — с противоположной стороны. Таким образом, у *O. cornuta* наблюдается тот же порядок внедрения медианных пучков в центральный цилиндр, что и у *O. echidna*. Медианные пучки, как мы видим, сохраняют свою индивидуальность на протяжении всех четырех междоузлий. При этом по мере внедрения каждого из последующих пучков наблюдается смещение проводящих пучков

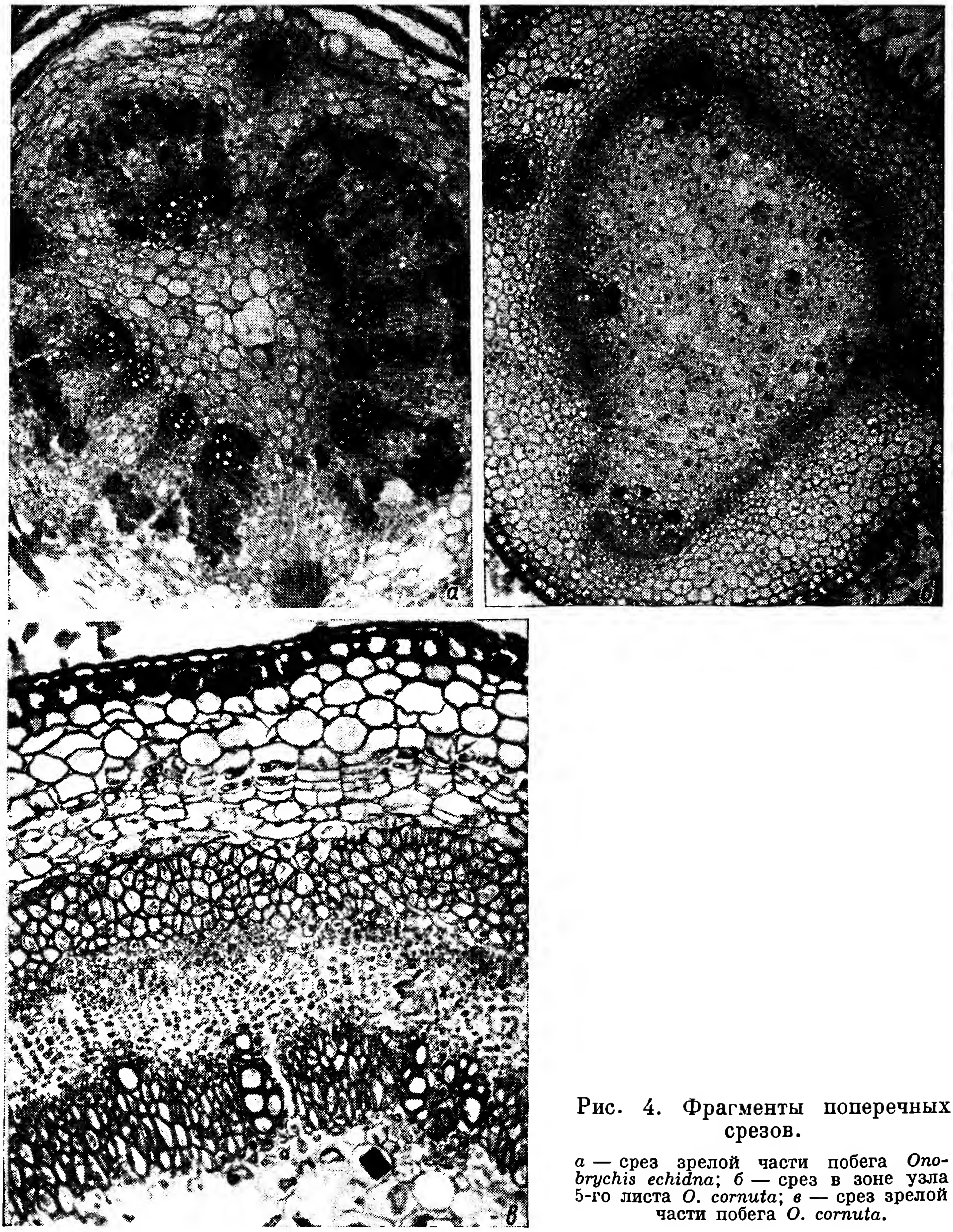


Рис. 4. Фрагменты поперечных срезов.

а — срез зрелой части побега *Onobrychis echidna*; *б* — срез в зоне узла 5-го листа *O. cornuta*; *в* — срез зрелой части побега *O. cornuta*.

в направлении движения часовой стрелки. Такая же закономерность наблюдается и при внедрении латеральных пучков в центральный цилиндр. По отношению к медианному пучку латеральные пучки располагаются в таком порядке: $L_6L_5L_4M_4L_6L_5L_4$, $L_7L_6L_5M_5L_7L_6L_5$ и т. д., т. е. один из двух латеральных пучков листового следа располагается ближе к своему медианному пучку, а второй — дальше.

Такой порядок в расположении латеральных пучков исключает их перекрещивание и обеспечивает независимый ход пучков на довольно значительном протяжении центрального цилиндра, при этом происходит лишь некоторое смещение их в центральном цилиндре по направлению движения часовой стрелки.

Обсуждение результатов

Из приведенного выше материала видно, что оба вида эспарцета, как и большинство представителей сем. *Leguminosae*, имеют трехпучковую трехлакунную структуру узла. Тем не менее при одинаковом типе структуры узла рассматриваемые виды *Onobrychis* отличаются некоторыми деталями строения проводящего аппарата побега. Так, у *O. echidna* медианный пучок листового следа прослеживается в виде независимого тяжа на протяжении трех междоузлий, а в начале 4-го узла он теряет свою самостоятельность и сливается с пучками вышерасположенных листьев. Латеральные пучки листового следа у этого вида проходят одно междоузлие, а во втором сливаются, образуя синтетические пучки. У *O. cornuta* как медианные пучки, так и латеральные пучки листового следа на протяжении всех четырех изученных нами междоузлий не теряют своей индивидуальности.

У *O. cornuta* центральный цилиндр построен более компактно. В зрелой части побега индивидуальные пучки прослеживаются преимущественно в ксилемной части центрального цилиндра благодаря обособленности групп первичной ксилемы. Вторичная ксилема и флоэма (включая твердый луб) образуют сплошной цилиндр (рис. 4, *в*).

У *O. echidna* пучковая структура сохраняется на протяжении всего годичного побега (рис. 4, *а*). Проводящие пучки — индивидуальные и синтетические — разделены широкими лучами из паренхимных клеток.

Проводящий аппарат у этих видов настолько различен по своей внутренней структуре, что может служить одним из важных признаков при их характеристике. Наличие столь четких анатомических различий между *O. echidna* и *O. cornuta* подтверждает отнесение их Ширяевым (1925) к различным рядам одной секции. Этот признак, по-видимому, следует рассматривать как один из наиболее константных генетических признаков, так как различия в структуре проводящего аппарата сохранились у этих видов в одинаковых условиях их жизни и при образовании ими одной жизненной формы.

Некоторые исследователи анатомии узла пытались выявить корреляции между структурой проводящего аппарата и общей структурой побега. Так, Дормер (Dormer, 1945, 1946) установил четкую корреляцию между филлотаксисом и структурой проводящего аппарата у ряда бобовых. Полученные нами данные позволяют обсудить еще раз этот вопрос.

У бобовых, по имеющимся данным, встречаются различные типы листорасположения — от спирального (примитивный тип по Хатчинсону — Hutchinson, 1926) до двурядного (продвинутый тип). Дормер (1945) отмечает, что спиральное листорасположение свойственно древесным видам бобовых, а двурядное — только травянистым. Однако встречаются и травянистые виды бобовых со спиральным листорасположением, как например *Lupinus albus* L.

У эспарцетов, по данным Ширяева (1925) и И. Т. Васильченко (1936), только первые листья очередные. Но у однолетних эспарцетов секции *Lophobrychis* листья каждой пары закладываются почти одновременно и в одном узле они являются почти супротивными.

У изученных нами видов *Onobrychis* листорасположение близкое к двурядному. Однако листья каждого ряда не располагаются точно по ортостихам, а каждый последующий узел сдвинут по отношению к предыдущему на несколько градусов, т. е. тип листорасположения может быть определен как промежуточный между двурядным и спиральным.

На корреляцию между листорасположением и строением проводящего аппарата у бобовых обратили внимание многие исследователи. Так, Данилова и Лузина (1962) установили, что супротивно-очередному листорасположению у *Vicia ervilia* Willd. соответствует определенное строение центрального цилиндра. У этого вида в центральном цилиндре медианные пучки листового следа расположены супротивно. Двурядность внедрения листовых следов на протяжении всего стебля сохраняется благодаря тому, что каждый медианный пучок раздваивается перед внедрением следующего в ряду листового следа, а освободившееся место занимает медианный пучок следующего листа. Такой порядок внедрения проводящих пучков является наиболее целесообразным при свойственном *V. ervilia* листорасположении.

Такой же порядок внедрения пучков при супротивно-очередном листорасположении сохраняется у *Medicago sativa* L. (Hayward, 1938).

Большинство деревьев и кустарников и некоторые травянистые растения сем. *Leguminosae* имеют спиральное листорасположение. У бобовых с таким листорасположением Дормер, исследовавший *Acacia baileyane* (1945, 1946 ,1954), описал тип сосудистой системы, который он назвал «акациевым». Для этого типа характерны следующие особенности: 1) стеблевые пучки образуют ряд Фабаччи; 2) листья располагаются в правильной спиральной последовательности; 3) каждый лист имеет три следа, каждый латеральный пучок отделяется от медианного пучка того же листа единственным стеблевым симподиальным пучком.

В сосудистой системе акациевого типа проводящие пучки не анастомозируют в центральном цилиндре. К этому типу Дормер относит в основном деревья и кустарники. Некоторые травянистые однолетники также имеют спиральное листорасположение, например *Lupinus albus* L. Корреляция между спиральным листорасположением и внутренней структурой сосудистой системы сохраняется и здесь (Ball, 1948; O'Neill, 1961).

Из изложенного выше видно, что внутренняя структура побега складывается под влиянием листорасположения. Исследованные виды эспарцета имеют листорасположение промежуточное между супротивно-очередным и спиральным, и ход проводящих пучков в узлах вполне соответствует этому типу филлотаксиса.

Работа выполнена под руководством М. Ф. Даниловой, которой автор выражает свою искреннюю благодарность.

ЛИТЕРАТУРА

Аксенов Е. С. (1967). Новый метод окрашивания растительных тканей для приготовления постоянных препаратов. Вестн. высш. школы, биолог. науки, 11. — Анели Н. А. (1953). Материалы к вопросу об анатомическом родстве древесных бобовых растений. Вестн. Тбил. бот. сада, 61. — Васильченко И. Т. (1936). О значении морфологии прорастания семян для систематики растений и истории их происхождения. Тр. БИН АН СССР, сер. I, 3. — Данилова М. Ф. и З. А. Лузина. (1962). О некоторых анатомических особенностях стебля французской чечевицы (*Vicia ervilia* Willd.) при лентовидной фасциации. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 34, 1 (зернобобовые культуры). — Завалишина С. Ф. (1947). Теория листовых следов Gravis в применении к роду *Pisum*. Уч. зап. Лен. гос. пед. инст., 46, 7. — Культиасов И. М. (1962). Эколого-морфологические особенности подушковидных эспарцетов Средней Азии. Бот. журн., 47, 5. — Мокеева Е. А. (1940). Биолого-анатомические исследования люцерны (*Medicago sativa* L.). — Панкова И. А. и А. А. Никитин. (1962). О строении некоторых камеденосных астрагалов на ранних стадиях онтогенеза. Тр. БИН АН СССР, сер. V, Растит. сырье, 10, ч. 1. — Тахтаджян А. Л. (1964). Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. — Bailey J. W. (1956). Nodal anatomy in retrospect. Journ. Arn. Arb., 37, 3. — Ball E. (1948). Differentiation in primary shoots of *Lupinus al-*

bus L. and of *Tropaeolum majus* L. Growth, 2. — Compton R. H. (1912—1913). An investigation of the seedling structure in the *Leguminosae.* Journ. Linn. Soc. Bot., 61. — Dormer K. J. (1945). An investigation of the taxonomic value of the shoot structure in Angiosperms, with special referens to the *Leguminosae.* Ann. Bot., 9. — Dormer K. J. (1946). Anatomy of the primary vascular system in Dicotyledonous plants. Nature, 158, 4021. — Dormer K. J. (1953). A study of phyllotaxy in the genus *Cassia.* New Phytolog., 52, 3. — Dormer K. J. (1954). The acaciantype of vascular system and some of ist derivatives. New Phytolog., 53, 2. — Duchaigne A. (1949). L'ontogénie de l'appareil conducteur du *Vicia sativa* L. et ses conséquences pour la definition de la tige. C. R. Acad. Sci., 228, 25. — Hayward E. (1938). The structure of economic plants. — Hutchinson J. (1926). The families of flowering plants, I. — James E. (1950). Studies in the vascular and developmental anatomy of subgenus *Hesperastragalus.* Amer. Journ. Bot., 37, 5. — O'Neill T. B. (1961). Primary vascular organization of *Lupinus* shoot. Bot. Gaz., 123, 1. — Sinnott E. W. (1914). Investigation on the phylogeny of the Angiosperms. I. The anatomy of the node as an aid in the classification of Angiosperms. Amer. Journ. Bot., 1. — Širjaew G. (1925). *Onobrychis* generis revisio critica. Čis., 56. — Snow M. a. R. Snow. (1948). On the determination of leaves. Growth, 2. — Toma C. (1968). Cercetări de histo anatomic comparată la speciile de *Onobrychis* Adans. Ce cresc in România, 3. Tulpina. Analele stiint. Univ. Lasi, sec. 2a, 14, 2. — Watari S. (1934). Anatomical studies on some leguminous leaves with special reference to the vascular system in Petioles and Rachises. Journ. Fac. Sci. Imp. Univ. Tokyo, 3, 4. — Winter C. (1932). Vascular system of young plant of *Medicago sativa* L. Bot. Gaz., 9.

Ботанический институт
АН Таджикской ССР,
Душанбе,
и
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 3 VII 1970).

SUMMARY

Onobrychis echidna Lipsky and *O. cornuta* (L.) Desv., cushion-like high-mountain shrubs of the Middle Asia, have trifasciculate tri-lacunar leaf trace. The leaf trace are perceptible all along the node of the corresponding leaf and the internode below it. In *O. echidna* the median bundle retains its individuality throughout three internodes, while in *O. cornuta* it persists as a separate bundle along the entire annual shoot.

The anatomical structure of the species of *Onobrychis* perfectly corresponds to the character of the phyllotaxis inherent in these species that can be defined as the leaf arrangement intermediate between decussate-alternate and spiral.

As the foliar vascular bundles enter into the central cylinder, their arrangement along the circumference is shifted clockwise.

УДК 581.14+581.444 : 582.542.1

А. П. Стешенко

ОСОБЕННОСТИ РОСТА И ВЕТВЛЕНИЯ ПОБЕГОВ У ЗЛАКА *ARISTIDA KARELINII* (TRIN. ET RUPR.) ROSHEV.

С 3 рисунками

A. P. STESHENKO. CHARACTERISTIC FEATURES OF SHOOT GROWTH AND BRANCHING IN THE GRASS *ARISTIDA KARELINII* (TRIN. ET RUPR.) ROSHEV.

В работе рассматриваются особенности побегообразования *Aristida karelinii*, связанные со строением ее жизненной формы и продолжительностью вегетации в песчаной пустыне Юго-Восточных Каракумов. Это широко распространенный среди подвижных барханов злак, играющий роль пескоукрепителя. Он образует мощные побеги (80—120 см высоты), большая часть длины которых (до 75%) обычно зимует. По всей длине материнского побега развиваются боковые, которые в зависимости от яруса различаются по числу листьев, функции и длительности жизни. Все они развиваются как удлиненные. Верхним побегам присущ интравагинальный тип ветвления, а нижним — экстравагинальный. Верхние побеги более короткие, но они интенсивно ветвятся и, быстро завершая развитие, способствуют увеличению семенной продуктивности особи. Нижние, более мощные побеги, укореняясь, кустятся и обеспечивают вегетативное разрастание особи. При заносах песком зимующих надземных побегов они выполняют функцию вторично подземного (эпигеогенного) корневища. Благодаря способности удлиненных побегов к перезимовке, а также смене кущения ветвлением и ветвления кущением аристида Карелина хорошо приспособлена к жизни на подвижных барханных песках. Аристида Карелина — слаборозеточная или безрозеточная рыхлокустовая жизненная форма с рассеянным типом ветвления надземных годичных и зимующих побегов, которые при засыпании песком становятся эпигеогенными корневищами.

Aristida karelinii — аристида или триостница Карелина — злак, произрастающий в условиях резко континентального климата Средней Азии, на барханных песках Каракумов, Кызылкумов и в Прибалхашье (Флора СССР, 1934; Флора Таджикской ССР, 1957). Это многолетнее растение, характеризующееся весенне-летней вегетацией (Нечаева, 1958). Многолетние виды аристид давно известны как один из лучших пионеров-укрепителей подвижных барханов (Paulsen, 1912; Дубянский, 1928; Суслова, 1935; Рожевиц, 1937; Василевская и Петров, 1938; Нечаева, 1958; Гранитов, 1964). Кроме того, они являются хорошими кормовыми растениями песчаной пустыни (Субботин, 1933; Суслова, 1935; Рожевиц, 1937, и др.) и рекомендованы для использования в щеточном и веревочном производствах (Суслова, 1935; Рожевиц, 1937; Василевская и Петров, 1938).

В связи с большим хозяйственным значением аристид их географическое распространение, биология, использование и другие вопросы рассматривались в ряде работ (Суслова, 1935; Василевская и Петров, 1938; Матвеева, 1938; Дубянская, 1938; Советкина и Пятаева, 1952; Нечаева, 1958; Ротов, 1969). При изучении закрепления песков и расселения видов этого рода большое внимание обычно уделялось мощно развитой корневой системе, свойственной видам, обитающим не только в песчаных пустынях Средней Азии (Дубянский, 1928; Петров, 1935, и др.), но и в Африке (Arber, 1934; Ozenda, 1958). Однако особенности роста, ветвления и перезимовки побегов этого вида мало исследованы.

В нашей статье рассматриваются некоторые особенности побегообразования *Aristida karelinii*, связанные с ее жизненной формой и продолжительностью вегетации.

Исследования проводились в условиях крупно- и среднебарханных песков Юго-Восточных Каракумов на территории песчано-пустынного заповедника АН Туркменской ССР (ст. Репетек) в 1965—1970 гг.

При изучении формирования надземной части аристиды всходы регулярно этикетировались. С этой целью рядом с растениями вбивались пронумерованные колышки. Затем отмечались листья и боковые побеги, возникавшие в процессе роста и ветвления растений. Учитывались также сроки появления новых побегов на особях через каждые 3—7 дней в зависимости от фазы развития растений. В весенне-летний и осенний периоды наблюдения проводились через 5—8 (12) дней. Кроме того, весной, летом и осенью проводился тщательный морфологический анализ побегов разновозрастных особей, сопровождаемый описанием и зарисовками.

В условиях Репетека всходы *A. karelinii* обычно появляются в марте—апреле; во влажные годы (как, например, в 1967 г.) они обильны на пологих склонах барханных песков. Проросток имеет главный корень, углубляющийся до 4—6 см, колеоптиле и лист с развитой пластинкой. Через 8—10 дней, когда 1-й развитый лист, достигнув длины 10—12 см, заканчивает рост, его верхушка уже немного подсыхает. В это время появляются боковые корешки. В апреле и мае растения образуют новые листья; происходит рост главного побега. У растений, образовавших 2—3 настоящих листа (через 15—25 дней после появления всходов), начинают расти первые придаточные корни. Сначала они нежные, белые, затем, достигнув длины 3—4 см, на некотором расстоянии от верхушки они покрываются чехликом из сцементированного песка.

В мае—июне преобладающая часть молодых растений гибнет. Так, на трех площадках (по 10 м^2) из 29—35 молодых растений к осени выжили только от одного до трех, т. е. 3—8%. Причиной этому служит сильное высыхание и подвижность поверхностных слоев песка и оголение еще не закрепившегося в песке растения. Плохая выживаемость всходов аристиды Карелина в сухие годы отмечалась и ранее в условиях Репетека (Суслова, 1935). Это характерно также для песков Бадхыза и окрестностей Кизилча-Баба (Нечаева, 1958).

Наблюдения показали, что чаще выживают растения, которые к июню образуют мощные корни и хорошо раскустятся. Кущение происходит на поверхности песка или на глубине 0.5—2 см. Первые боковые побеги II порядка образуются в пазухах второго, а затем третьего и четвертого уже отмирающих листьев материнского побега. Когда на боковых побегах образуются 4—5 листьев, в пазухах первых развитых листьев закладываются побеги III порядка. Боковые побеги развиваются интравагинально, однако плотного куста не образуется. Это объясняется тем, что, хотя в начале своего развития новый побег нередко прижат к материнскому, но, образуя все новые листья и утолщаясь, он довольно быстро отклоняется от материнского побега на некоторое расстояние. Это происходит прежде всего потому, что у каждого нового побега в процессе его роста в пазухах листьев образуются почки с медленно растущими листовыми зачатками и корневыми бугорками. Уже на раннем этапе развития нового побега у него возникает зона кущения. Ко времени разрастания этой зоны основание материнского листа почти полностью желтеет и легко отодвигается разрастающимся новым побегом в сторону. Поэтому нередко побеги II и III порядков, развивающиеся в пазухах нижних листьев, растут под некоторым углом к материнскому, образуя рыхлый куст. К осени главный и некоторые из боковых побегов сильно удлиняются; высота их соломины может достигать 20—40 см, а число развитых листьев — 8—12 и более. Большая часть нижних листьев к этому времени обычно отмирает, а 3—4 верхних остаются зелеными.

Хотя эти побеги развиваются как удлиненные, однако, уходя в зиму, они не образуют метелки. На втором и иногда на третьем году жизни растения продолжают интенсивно куститься. Лишь отдельные побеги в это время развивают метелки, которые обычно так и не достигают фазы цветения. В любом случае все развитые листья и верхушка побега, вегетативного или генеративного, на протяжении 1—2 междоузлий к зиме отмирают. Остальная часть соломины одревесневает, а в пазухах слегка зеленоватых еще живых влагалищ сохраняются зимующие почки. В таком состоянии побеги молодых и взрослых растений уходят в зиму. Удлиненные побеги с заложенными почками довольно хорошо перезимовывают. О перезимовке годичных побегов аристиды Карелина в песчаных пустынях Средней Азии упоминается в некоторых работах (Советкина и Пятаева, 1952; Нечаева, 1958; Гранитов, 1964). Но это явление считается весьма редким (Гранитов, 1964). В связи с этим мною был проведен учет перезимовавших побегов у растений, обитающих на перевеваемых барханах. После зимы 1966/67 г. живая часть перезимовавших побегов составляла 55—77%, а после зимы 1967/68 гг. — 65—77%. Лишь небольшая часть побегов (от 5 до 10%) в эти зимы отмерла полностью. Но в одну очень суровую зиму 1968/69 г. отмершая часть побегов составила 75—80%. Однако такие зимы в Юго-Восточных Каракумах повторяются не чаще одного раза в 50—75 лет, поэтому о зимостойкости растений по таким годам судить нельзя.

Весной следующего года отрастание новых побегов происходит обычно ярусами по всей длине перезимовавших материнских ветвей; это наблюдается как у особей второго года жизни, так и у более взрослых.

Последовательность развития почек иногда нарушается; но обычно первыми начинают расти побеги из почек, расположенных в верхней трети материнского побега, на высоте 35—40 см. Через 10—15 дней в рост трогаются почки и в средней части побега, и в его нижней трети, и только после этого начинается рост боковых побегов у основания материнской оси, которое часто заносится песком. Такое ветвление по длине соломины злаков относится к рассеянному типу (Серебрякова, 1968б, 1969). Ветвление перезимовавших побегов широко известно только у бамбуков (Hackel, 1887; Arber, 1934; McClure, 1966). Но в последние годы стали известны случаи перезимовки и ветвления побегов у некоторых африканских (Jaquers-Felix, 1962) и средиземноморских видов злаков (Mühlberg, 1970).

Мы установили, что побеги, развившиеся из разных почек годичного побега или перезимовавшей части материнской ветви *Aristidia karelinii*, существенно различаются по числу и длине междоузлий и листьев, по длительности жизни и функции.

Побеги первого типа развиваются из почек, расположенных в пазухах верхних листьев материнской ветви, образовавшейся в предшествующем году (рис. 1, *П*$_1$). В почке они имеют мало листовых зачатков (2—3); первый из них, а иногда и второй, остается недоразвитым. Он находится перед укороченным междоузлием. Далее идут удлиненные междоузлия; изменение длины междоузлий выражается одновершинной кривой (рис. 2, *П*$_1$). Имея малое число листовых зачатков, эти побеги быстро растут и, достигая длины 12—17 см, выбрасывают метелку. В конце апреля—начале мая при благоприятных температурных условиях многие из этих побегов цветут, а затем плодоносят. В пазухах листьев этих побегов II порядка через 15—20 дней образуются побеги III порядка, на последних развиваются побеги IV порядка и т. д. (рис. 1, *П*$_1$). Продолжая ветвиться таким же образом, побеги разных порядков в верхней части перезимовавшей материнской ветви нередко образуют мощные пучки, насчитывающие до 15—25 небольших побегов, заканчивающихся метелками. Все эти побеги имеют не более 2—3 междоузлий, быстро растут и довольно быстро образуют метелки. Возникая из новых закладывающихся и сразу прорастающих почек внутри влагалищ еще зеленых листьев, они всегда развиваются интравагинально и плотно прижаты друг к другу. Образование интравагинальных побегов у злаков связано с развитием их из почек, которые не имеют периода покоя (Артамонова, 1963; Рытова, 1969; Серебрякова, 1969).

Появляясь в разные календарные сроки, новые побеги аристиды Карелина неодновременно вступают в фазы колошения, цветения и плодоношения. Первые цветки в метелках обычно начинают раскрываться только к концу апреля при благоприятной температуре (25—27°). Массовое появление цветков в метелках происходит с первой декады мая до середины июня. С конца июня по август из-за сильной жары и сухости интенсивность цветения и побегообразования снижается. При этом нередко отмечалось, что цветки в любой части метелки, застигнутые жарой, засыхают, не успевая полностью раскрыться. Но цветки, которые успели отцвести, завязывают плоды, и через 20—28 дней растения обсеменяются.

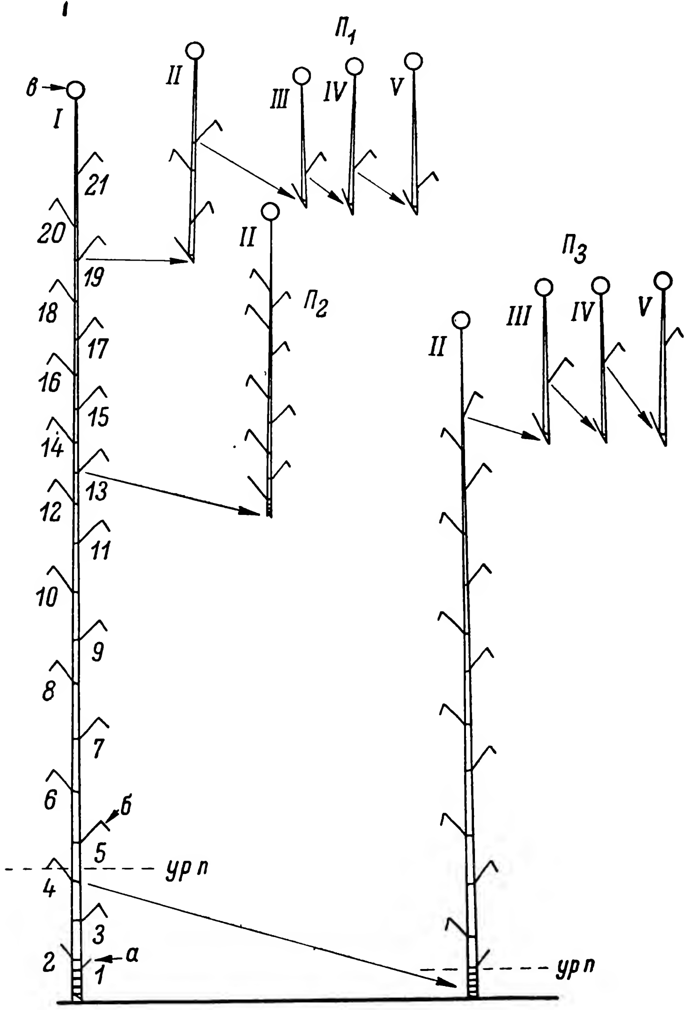


Рис. 1. Распределение боковых побегов на ветви *Aristida karelinii*.

I — материнская ветвь; $П_1$, $П_2$, $П_3$ — побеги первого, второго и третьего типов; *I*, *II*, *III*, . . . — порядки ветвления; *1*, *2*, *3*, . . . — номера узлов главного побега; *а* — недоразвитый лист; *б* — лист с развитой пластинкой; *в* — метелка; *урп* — уровень песка.

Отплодоносившие боковые побеги вместе с несущей их частью материнской ветви отмирают.

Следовательно, побеги первого типа обеспечивают семенное размножение.

Побеги второго типа вырастают вслед за первыми из почек, расположенных в пазухах листьев средней части материнской ветви (рис. 1,

$П_2$). У основания они имеют 3—4 укороченных междоузлия, за которыми следуют удлиненные. Благодаря такому строению эти побеги (в отличие от побегов первого типа) при засыпании растения песком способны укореняться в области укороченных междоузлий. В период роста у них образуются от 3 до 5 недоразвитых листьев у основания побега и 8—15 листьев с развитой пластинкой. Изменение длины междоузлий выражается довольно плавной одновершинной кривой (рис. 2, $П_2$). Значительная часть таких побегов, заканчивая рост, вступает в генеративную фазу, и лишь некоторые из них (5—10%) остаются вегетативными. Кроме того, часть (до 30%) заложенных с осени почек к весне оказывается пораженной вредителями. В сухие годы число пораженных почек возрастает до 40—50%.

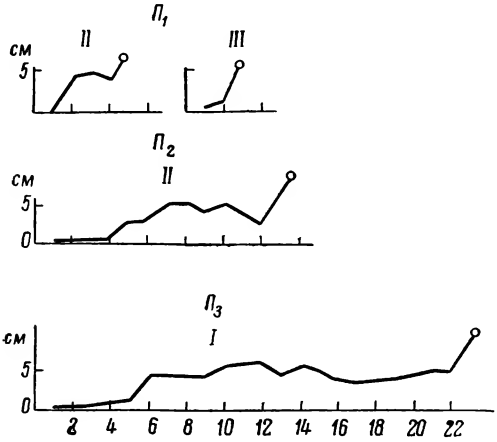


Рис. 2. Кривая длины междоузлий побегов разных типов у *Aristida karelinii.*

$П_1$ $П_2$, $П_3$ — побеги первого, второго и третьего типов; *I*, *II*, *III* — порядки ветвления. *По оси абсцисс* — число междоузлий. *По оси ординат* — длина междоузлий.

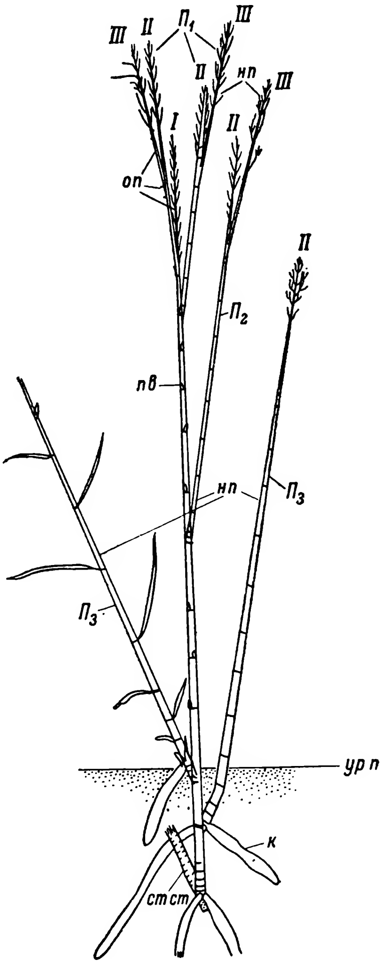


Рис. 3. Схема перезимовавшей ветви с новыми боковыми побегами текущего года (листья не изображены, за исключением одного побега II порядка).

$П_1$, $П_2$, $П_3$ — побеги первого, второго и третьего типов; *I*, *II*, *III* — порядки ветвления; *оп* — отмершие побеги; *нп* — новые побеги текущего года; *урп* — уровень песка; *к* — корни; *стст* — участок старого стебля; *пв* — почки возобновления.

После того как все живые почки в пазухах верхних и средних листьев на главной ветви и на боковых побегах разовьются в генеративные побеги с метелками или в удлиненные вегетативные побеги, вся двухлетняя материнская ветвь отмирает почти до основания. В разные годы это происходит в разные сроки, но чаще всего в начале июля; реже побеги живут до августа—сентября. Лишь отдельные ветви, у которых прорастание почек сильно задержалось, могут сохраняться живыми более двух вегетационных сезонов. 2—3 самых нижних удлиненных, а также укороченные междоузлия и узлы отмирающей материнской ветви, погруженные в песок, сохраняются живыми значительно дольше. Из почек, заложенных в этой части ветви, образуются побеги, способствующие вегетативному разрастанию особи. Их следует рассматривать как побеги третьего типа.

Побеги третьего типа развиваются из почек, расположенных на самых нижних зимующих частях ветвей, нередко уже засыпанных песком (рис. 1, *П*3). Рост их обычно начинается на 15—25 (и более) дней позже, чем побегов первого и второго типов. Они могут возникать на протяжении всего периода вегетации. По сравнению с побегами первого и второго типов главная ось этих побегов растет долго (от 40 до 60 дней); летом или к осени, ко времени вступления ее в фазу колошения, у нее имеются предлист, 3—4 недоразвитых листа (в основании побега) и 15—20 листьев с развитой пластинкой. Эти удлиненные побеги, на которых листья распределены более или менее равномерно по всей их длине, по классификации Т. И. Серебряковой (1967а, б, в, 1968а, 1969), относятся к слабо- или безрозеточному типу. Первые 4—5 междоузлий главной оси побега всегда укорочены (длина их 0.3—0.4 см), а следующие — удлиненные (3—8 см); в узлах длинных междоузлий образуются листья с развитой пластинкой.

Распределение длины междоузлий на графике у побегов этого типа отличается от одновершинной кривой; длина их многократно изменяется, вероятно, отражая колебания погодных условий во время роста, так что кривая имеет волнообразный характер (рис. 2, *П*3). В зоне первых трех укороченных междоузлий обычно развиваются придаточные корни, а в пазухах листьев всех вышерасположенных узлов (в том числе и последнего, где главная ось побега заканчивается метелкой) еще в период роста главной оси в длину уже закладываются боковые почки. Часть этих почек, находящихся в пазухах самых нижних и верхних развитых листьев, при благоприятных условиях водного режима песков может в тот же год прорасти и образовать удлиненные боковые побеги III порядка. Самые нижние побеги III порядка, развивающиеся из почек, расположенных на уровне песка, так же как и побеги II порядка, имеют большое число листьев (15—22). Из них 3—5 первых листа, расположенных в зоне укороченных междоузлий, имеют недоразвитую пластинку. В этой зоне происходит укоренение нового побега. В результате образования ряда боковых побегов в приповерхностном слое песка и их укоренения происходит разрастание материнского растения (рис. 3) и образуется куст. Этот процесс свойствен большинству злаков (Смелов, 1966; Серебрякова, 1967а, б). Кущение наступает в период, когда пластинки и влагалища нижних листьев начинают подсыхать или отмирают; поэтому новые побеги, несмотря на то что они образуются внутри влагалищ листьев, отклоняются от материнского побега и образуют рыхлый куст. В сухие годы материнская ветвь до конца августа обычно не ветвится, и только после выпадения осадков начинаются осеннее кущение и наземное ветвление.

У *Aristida karelinii* и *A. pennata* для хорошо развитых побегов третьего типа обычным является быстрое прорастание боковых почек, расположенных в пазухе самого верхнего развитого листа, т. е. рядом с соцветием. Этим они отличаются от большинства фестукоидных злаков, у которых отсутствует способность образования боковых ветвей из верхних почек побега и особенно из почек, расположенных под соцветием (Stebbins a. Grampton, 1961, — цит. по: Серебрякова, 1967б). Боковые побеги, развивающие почки в пазухе самого верхнего листа побега, образовавшегося в данном году, как и вышеописанные побеги первого типа, образуются только интравагинально. Они также имеют небольшое число листьев (2) и всего одно удлиненное междоузлие, за которым следует метелка. Предлист, расположенный у основания нового побега, обычно сильно удлиненный и нежный, иногда верхушка его раздвоена. Следующий лист, со слабо развитой пластинкой, располагается не над предлистом, а супротивно, над удлиненным междоузлием. В пазухе этого листа так же, как и в нижерасположенных, закладывается почка, а из верхушечной почки развивается метелка. Верхний лист небольшой, невелики и все боковые побеги, развивающиеся в верхней части материнского побега. В пазухах листьев каждого нового побега закладываются почки, которые сразу же могут тронуться в рост, образуя побеги III порядка, и т. д.

Морфологический анализ побегов, развившихся из почек в пазухе второго сверху листа (считая от метелки главной ветви), показал, что, подобно побегам, развивающимся из почек третьего узла перезимовавшей ветви, они имеют большее число листьев (3—5) и междоузлий (2—5). Нижнее междоузлие у них также часто укорочено, а остальные удлиненные. Изменение их длины выражается также одновершинной кривой (рис. 2). Первый лист недоразвит, второй — со слабо развитой пластинкой, остальные листья, хотя и с развитой пластинкой, но также значительно меньше листьев материнской ветви. В пазухах всех листьев, в том числе и последнего, охватывающего метелку, обычно формируются почки, часть которых сразу же трогается в рост, образуя побеги III порядка. При этом развитие и строение побегов можно выразить единой схемой, например для самого верхнего побега: недоразвитые листья (1—2)→развитые листья→почка, прорастающая в боковой побег,+метелка. Ветвясь таким образом, побеги могут образовывать 5—7 и более порядков (рис. 1).

Ветвление побегов с весенне-летним циклом развития у аристид изучалось нами в различные по влажности годы (с 1965 по 1970 г.), ранее оно отмечалось Р. А. Ротовым (1964). По его мнению, ветвление в верхней части годичного побега «способствует увеличению семенной продуктивности» (1964 : 96). Семенная продуктивность благодаря ветвлению несомненно значительно возрастает. Но, кроме этого, вследствие неодновременного образования новых боковых побегов значительно возрастает продолжительность развития всей особи, а в связи с этим увеличивается продуктивность надземной массы этого злака.

Итак, новые боковые побеги текущего года, развивающиеся из различных по положению на материнской ветви почек, имеют разную скорость роста и развития, разное число листьев, выполняют различную функцию и имеют неодинаковую длительность жизни. Чем выше на материнской ветви расположен побег, тем мельче его листья, меньше узлов и короче жизнь (1.5—2 месяца у верхних боковых побегов). Нижние побеги, наоборот, имеют много листьев, в их пазухах сформированы почки возобновления, и поэтому они живут более одного вегетационного периода. У них отмирает к осени только небольшая часть материнской ветви с 2—3 верхними узлами и с боковыми побегами, достигшими генеративной фазы развития. Образование новых побегов на ветви и их ветвление продолжается весной следующего года в описанном выше порядке.

Подобного типа рост и ветвление отмечены Жак-Феликсом (Jacques-Felix, 1962) у некоторых злаков тропической Африки. Часть этих злаков, в том числе *Aristida*, он упоминает среди хамефитов. По характеру перезимовки побегов в благоприятные по погодным условиям годы *Aristida karelinii*, вероятно, также можно было бы отнести к хамефитам. Но для резко континентального климата пустынь Средней Азии при сильной подвижности субстрата эта форма не может быть наследственно закрепленной. Она меняется в зависимости от внешних условий. Выше мы указали, что в течение суровой и продолжительной для этих мест зимы (1968/69 г.), когда ночные заморозки достигали 30° и более, многие побеги *Aristida karelinii* почти полностью отмерли или были повреждены на 80—90%. В эту зиму сохранились живыми преимущественно те побеги, которые наклонились к поверхности почвы и были защищены снегом или песком от сильного мороза и иссушающего ветра. Многие 8—12-летние особи, образовавшие среди перевеваемых барханов огромные бугры диаметром до 3 м из переплетения ветвей и корней (засыпаемых песком), были выдуты из песка и погибли (до 50% особей).

Наиболее ярким примером экологической лабильности жизненной формы этого вида является его способность к длительному сохранению в живом состоянии побегов и почек при засыпании их песком и к последующему подземному их прорастанию. Приведу описание поведения группы удлиненных побегов некоторых растений, достигших к осени генеративной фазы развития и имевших во всех узлах хорошо сформированные почки. В течение зимы 1966/67 г. они были занесены слоем песка до 85 см, так что к весне 1967 г. только у трех особей были видны верхушки побегов с отмершими метелками. В марте, с наступлением весны, пробуждения почек не наблюдалось. Растения казались погибшими. Только в середине апреля, когда почва достаточно прогрелась, началось прорастание почек в пазухах отмерших прошлогодних листьев верхнего узла (второго от верхушки побега), а затем и почек, расположенных в песке на глубине 8—20 см. При этом у первого бокового побега, развившегося из верхней живой почки, образовалось всего 3 листа с развитой пластинкой и метелка. Этот побег не укоренился. Укоренились же только его нижние боковые побеги (II порядка), которые у основания имели сближенные узлы. Побеги, развившиеся из нижерасположенных почек материнской ветви, укоренялись также в зоне сближенных узлов. Пробиваясь из-под толщи песка, новые побеги не образовывали типичных корневищ, как это отмечено в литературе (Дубянский, 1928; Суслова, 1935; Рожевиц, 1937, и др.). Острая верхушка вегетативного побега пронизывает весь слой песка, в который погружена почка, дающая ему начало. Выходя на дневную поверхность, листья, заложенные в почке, постепенно раскрываются. При этом первые междоузлия нового бокового побега, как обычно и у надземных побегов, остаются укороченными и несут недоразвитые листья. Лишь следующие удлиненные междоузлия, в зоне которых образуются развитые листья, при наличии мощного слоя песка вытягиваются вместе с влагалищами листьев, достигая 8—11 см. Они-то и выносят верхушку побега на поверхность. Выйдя на дневную поверхность и образовав 5—6 первых развитых листьев, побег укореняется в песке в зоне укороченных междоузлий. Молодые корни своими острыми концами обычно легко пробивают основания влагалищ нижних недоразвитых листьев и быстро углубляются. В пазухах первых развитых листьев через некоторое время образуются побеги следующего, III порядка, которые, как и все побеги, образовавшиеся на уровне почвы, развивают большое число листьев (12—15). Но укореняются эти побеги также только после образования 4—5 листьев. Таким образом происходят укоренение и кущение побегов, развившихся на разных уровнях. Например, на одном из таких занесенных песком побегов к 20 мая развилось 8 новых боковых побегов, расположенных в 3 яруса: 1-й ярус побегов расположен на уровне песка; он был представлен одним побегом I порядка и тремя боковыми укореняющимися побегами II порядка; 2-й ярус расположен на глубине 6—8 см; был представлен одним побегом I порядка и двумя укореняющимися боковыми побегами II порядка; 3-й ярус расположен на глубине 19 см; был представлен также одним, но укоренившимся побегом I порядка с одним укоренившимся боковым побегом II порядка.

Чем ниже на материнской ветви расположены почки возобновления, тем мощнее были развивающиеся из них побеги II порядка. На других засыпанных песком побегах прорастание почек шло примерно в том же порядке.

6 июня было отмечено образование новых боковых побегов в основании куста. Все побеги I порядка и некоторые побеги II порядка достигали фазы колошения. Один побег I порядка (2-го яруса) начал ветвиться, образовав в пазухах двух верхних листьев побеги II порядка (первого типа). Эти новые побеги, как и все остальные, вступали в фазу колошения.

20 июня кущение в основании побегов также не отмечалось. Продолжалось только ветвление в пазухах верхних листьев новых побегов более высоких (IV и V) порядков. На побегах разных порядков одновременно отмечались различные фазы развития — колошения, цветения и обсеменения.

Приведенный пример показывает, как велика стойкость аристиды Карелина к засыпанию песком. Почти полностью засыпанные песком побеги возобновили рост из сохранившихся живыми почек. При этом укоренение и дальнейшее кущение побегов отмечались в сравнительно благоприятный по температурному режиму период в апреле—мае. С наступлением жары этот процесс приостановился, но продолжалось ветвление верхних, вновь образовавшихся побегов.

Роль подземного корневища в данном случае выполняют не новые, развивающиеся побеги данного года, а обычный облиственный побег, возникший в предыдущем году, который вместе с зимующими почками оказался под наносами песка. Иными словами, это «эпигеогенные» или «погружающиеся корневища» (по Серебрякову и Серебряковой, 1965) или «вторично-подземные» корневища (по Борисовой, 1960). Функция корневища для данного побега здесь является вторичной, поскольку вначале он рос и развивался как обычный удлиненный ассимилирующий побег с почками возобновления в пазухах всех своих листьев. Обычно эти побеги зимуют, оставаясь надземными. В этом случае, подобно хамефитам, у них будут развиваться побеги из пазушных почек, расположенных в узлах по длине стебля.

Таким образом, один и тот же побег *Aristida karelinii* может выполнять различные функции. Произрастая и зимуя надземно, он становится двулетней ветвью, а погружаясь при частых заносах в песок, он на втором году жизни выполняет функцию вертикального корневища.

Способность к перезимовке побегов и почек, смена кущения ветвлением, а при засыпании песком — ветвления кущением, — все это наиболее важные приспособления *Aristida karelinii* к жизни на подвижных барханных песках.

Пользуясь терминологией И. Г. Серебрякова и Т. И. Серебряковой (1965) и Серебряковой (1967а, б, в, 1968а, б, 1969), жизненную форму *Aristida karelinii* можно охарактеризовать как слаборозеточную или безрозеточную эпигеогенно корневищно-рыхлокустовую с рассеянным типом ветвления надземных побегов.

Все особенности поведения *A. karelinii*, произрастающей в условиях резко континентального климата песчаных пустынь Каракумы и Кызылкумы, могут быть объяснены в известной мере историей этого вида.

По мнению многих ботаников, род *Aristida* является выходцем из сухих саванн тропической Африки (Рожевиц, 1937; Советкина и Пятаева, 1952; Лавренко, 1962; Быков, 1968, и др.). Близкий к нашим видам аристид *A. pungens* широко распространен в песчаной пустыне Сахаре и в Северной Африке (Рожевиц, 1937; Ozenda, 1958). Кроме ряда общих систематических признаков, всем видам *Aristida* свойственно наличие длинных шнуровидных фибровых корней, тянущихся под поверхностью почвы на значительные расстояния (Дубянский, 1928; Henrard, 1929; Arber, 1934; Петров, 1935; Василевская и Петров, 1938; Советкина и Пятаева, 1952; Ozenda, 1958). Увеличение продолжительности периода вегетации благодаря сочетанию кущения с рассеянным ветвлением за счет прорастания перезимовавших почек и почек, заложившихся в данном году, свидетельствует о весьма высокой специализации вегетативной сферы растений этого вида. Эта специализация проявляется двояко. Во-первых, она обеспечивает сохранение вегетативной сферы особи при наступлении подвижных барханных песков; во-вторых, она способствует увеличению семенной и общей продуктивности надземной массы.

Выводы

1. *Aristida karelinii* — многолетний злак с продолжительным периодом вегетации (с апреля по ноябрь).

2. Все боковые побеги аристиды развиваются как удлиненные. При этом сочетаются 2 типа ветвления: интравагинальный у верхних побегов и экстравагинальный у нижних. Интравагинально ветвятся побеги в пазухах живых листьев, развивающихся из почек, не имеющих периода

покоя, экстравагинально — побеги в пазухах отмерших листьев, развивающиеся из покоящихся почек.

3. Значительная часть оси мощных побегов (до 75% их длины), развивающихся в основании куста аристиды, перезимовывает. Побеги, развивающиеся в разных участках перезимовавшей ветви, мы делим на 3 основных типа, которые различаются по числу и длине листьев, по числу междоузлий, по длительности жизни и выполняемой ими функции. Побеги первого типа обеспечивают семенное возобновление особи. Побеги третьего типа способствуют вегетативному разрастанию и закреплению особи в субстрате. Побеги второго типа являются переходными между этими типами.

4. При заносах песком зимующие надземные побеги-ветви выполняют функцию «вторично-подземного» корневища.

5. Наиболее важное морфологическое приспособление *A. karelinii* к жизни на подвижных барханных песках — это способность к перезимовке их удлиненных побегов с почками, а также — к смене кущения ветвлением и ветвления кущением в зависимости от условий.

6. Жизненную форму *A. karelinii* можно охарактеризовать как слаборозеточную или безрозеточную рыхлокустовую с рассеянным типом ветвления надземных годичных и зимующих побегов, которые при засыпании песком становятся эпигеогенными корневищами.

ЛИТЕРАТУРА

Артамонова И. К. (1963). Некоторые особенности вегетативного возобновления *Poa longifolia* Trin. Научн. докл. высш. школы, биолог. науки, 3. — Борисова И. В. (1960). Основные жизненные формы двудольных многолетних травянистых растений степных фитоценозов Северного Казахстана. Бот. журн., 45, 1. — Быков Б. А. (1968). О происхождении песчаной растительности Средней Азии и Казахстана. В кн.: Проблемы освоения пустынь, 1. — Василевская В. К. и М. П. Петров. (1938). Аристиды, их распространение в СССР, культура, анатомия корней в связи с использованием для щеточного производства. Тр. БИН АН СССР, сер. V, Растит. сырье, 1. — Гранитов И. И. (1964). Растительный покров Юго-Западных Кызылкумов, 1. — Дубянская Е. А. (1938). Анатомическое строение листа субтропических злаков *Imperata cylindrica* (L.) P. B., *Saccharum spontaneum* L и *Aristida karelinii* Roshev. Тр. БИН АН СССР, сер. V, Растит. сырье, 1. — Дубянский В. А. (1928). Песчаные пустыни Юго-Восточных Каракумов. Тр. Бюро по прикл. бот., генет. и селекц., 4. — Лавренко Е. М. (1962). Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки. — Матвеева Е. П. (1938). Калам (*Saccharum spontaneum* L.) и селин (*Aristida karelini* [Trin. et. Rupr.] Roshev.) в долине р. Аму-Дарьи. Тр. БИН СССР, сер. V, Растит. сырье, 1. — Нечаева Н. Т. (1958). Динамика пастбищной растительности Кара-Кумов под влиянием метеорологических условий. — Петров М. П. (1935). Развитие корневых систем кустарников песчаной пустыни Кара-Кумы. В кн.: Проблемы растениеводч. освоения пустынь, 4. — Рожевиц Р. Ю. (1937). Злаки. — Ротов Р. А. (1964). Изменение состава жизненных форм растений в процессе естественного зарастания барханных песков. Бюлл. Гл. бот. сада, 52. — Ротов Р. А. (1969). Биолого-морфологические особенности многолетних пустынных растений. — Рытова Н. Г. (1969). Морфогенез вегетативных органов и семенная продуктивность овсяницы красной. Автореф. диссерт. — Серебряков И. Г. и Т. И. Серебрякова. (1965). О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников. Бюлл. МОИП, отд. биолог., LXX (2). — Серебрякова Т. И. (1967а). Морфогенез вегетативных органов и эволюция жизненных форм в семействе злаков. Автореф. диссерт. — Серебрякова Т. И. (1967б). Морфогенез вегетативных органов и эволюция жизненных форм в семействе злаков. Диссерт., М. — Серебрякова Т. И. (1967в). Типы побегов и эволюция жизненных форм в семействе злаков. Научн. докл. высшей школы, Биолог. науки, 2. — Серебрякова Т. И. (1968а). Побегообразование и жизненные формы некоторых овсяниц (*Festuca* L.) в связи с их эволюцией. В сб.: Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. — Серебрякова Т. И. (1968б). Ветвление и кущение в разных систематических и экологических группах злаков в связи с их эволюционными отношениями. Рефераты докладов Всес. межвуз. конф. по морфолог. раст., изд. МГУ. — Серебрякова Т. И. (1969). Ветвление и кущение в семействе *Poaceae*. Бот. журн., 54, 6. — Смелов С. П. (1966). Теоретические основы луговодства. — Советкина М. М. и А. Д. Пятаева. (1952). Селин как источник фибры и введение его в культуру. Тр. САГУ, нов. сер., XXVI, биолог. науки, 11. Ташкент. — Субботин М. Я. (1933). Селин — песчаная кормовая культура. Семеноводство, 5. — Суслова М. И. (1935). Возобновление семян (*Aristida*). В кн.: Проблемы растениеводч. освоения пустынь, 3. — Флора СССР. (1934)

II.—Флора Таджикской ССР. (1957). I.—Arber A. (1934). The *Gramineae.*—Hackel E. (1887). *Gramineae.* Die natürlichen Pflanzenfamilien, T. II, 2 Abt.—Henrard J. Th. (1929). A monograph of the Genus *Aristida*, 1.—Jacques-Felix H. (1962). Les Graminees (*Poaceae*) d'Afrique tropicale, I.—McClure F. A. (1966). The bamboos a frech perspecktive.—Mühlberg H. (1970). Wuchsformen von *Brachypodium.* Fedd. Repert., B. 81, 1—5.—Ozenda P. (1958). Flore du Sahara septentrional et central.—Paulsen O. (1912). Studies on the Vegetation of the transcaspian Lowlands.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 27 VIII 1970).

SUMMARY

The article comprises a description of the formation and branching of shoots in *Aristida karelinii* (Trin. et Rupr.) Roshev., as well as the characteristic features of their hibernation. This grass species is widespread in the sandy deserts in the south-eastern part of the Karakumy. It is established that this species is a peculiar life form among grasses with hibernating shoots (up to 75%). Shoots formation in this species is both intra- and extravaginal. Being buried by sand, the shoots are transformed into secondarily underground rhizomes causing the development of a loosely tillering form well adapted to the growth on barkhan quicksands.

УДК 581.14 : 551.45 : 582.542.1

И. В. Борисова и Т. А. Попова

ВОЗРАСТНЫЕ ЭТАПЫ ФОРМИРОВАНИЯ ДЕРНОВИНЫ СТЕПНЫХ ЗЛАКОВ

С 1 рисунком

I. V. BORISOVA AND T. A. POPOVA. AGE PHASES OF BUNCH FORMATION IN STEPPE GRASSES

Изучение процессов побегообразования и большого жизненного цикла степных дерновинных злаков Центрального Казахстана позволило наметить пять основных периодов развития: эмбриональный, латентный, виргинильный, генеративный и сенильный. Для формирования дерновины важны три последних периода. В свою очередь их можно разделить на возрастные этапы, которым соответствуют определенные возрастные группы: всходы, ювенильные, имматурные, молодые, средневозрастные, стареющие, старые и отмирающие особи. Эти возрастные группы могут быть использованы для учета численности и возрастного состава ценопопуляций степных дерновинных злаков.

Одним из основных путей выяснения закономерностей формирования растительного сообщества является изучение динамики возрастного состава популяций его компонентов. Этот путь требует знания большого жизненного цикла растений и в первую очередь основных его периодов и этапов. Изучение процессов побегообразования, а также формирования дерновин и кустов травянистых растений служит основанием для выделения их возрастных групп и учета возрастного состава их ценопопуляций. В связи с этим возрос интерес к такого рода исследованиям. Появился ряд работ, посвященных изучению жизненного цикла и возрастных морфологических изменений растений, в частности дерновинных злаков (Белостоков, 1957; Персикова, 1959; Трулевич, 1960; Жукова, 1961; Воронцова, 1967; Курченко, 1967; Ермакова, 1968, и др.).

Начиная с 1957 г. по 1962 г., а также частично в 1965 и 1968 гг. в Центральном Казахстане, на стационарах Биокомплексной экспедиции Ботанического и Зоологического институтов АН СССР в Целиноградской и Карагандинской областях,[1] нами был собран материал по биологии и морфологии злаков, который позволил установить основные признаки растений разных возрастных состояний. Объектами изучения были плотно- и рыхлодерновинные злаки — основные доминанты сухих и опустыненных степей: *Stipa lessingiana* Trin. et Rupr., *S. sareptana* A. Becker, *S. kirghisorum* P. Smirn., *S. orientalis* Trin., *S. rubens* P. Smirn., *S. capillata* L., *S. pennata* L., *Festuca sulcata* Hack., *Psathyrostachys juncea* (Fisch.) Nevski, *Agropyron pectiniforme* Roem. et Schult. Некоторые из этих видов ранее изучались Г. П. Белостоковым (1957) в полупустыне Джаныбека (*Stipa lessingiana*, *S. sareptana*, *S. rubens*, *S. capillata, Festuca sulcata*), З. И. Персиковой (1959) в Курских степях (*Festuca sulcata*), Н. В. Трулевич (1960) в сухих степях Тянь-Шаня (*Festuca sulcata*) и Л. И. Воронцовой (1967) в южной полупустыне Западного Прикаспия

---

[1] Природные условия стационаров подробно охарактеризованы в книге «Растительные сообщества и животное население степей и пустынь Центрального Казахстана» (1969).

(*Festuca sulcata*). Г. П. Белостоков наметил основные этапы развития дерновины степных злаков, на основании которых нами (Борисова и Попова, 1961) были установлены возрастные группы *Stipa lessingiana*. Изучение типов побегов и процессов побегообразования у других злаков позволило выявить некоторые общие закономерности развития и формирования их дерновин (Биокомплексная характеристика..., 1969).

В настоящем сообщении будут указаны только самые общие черты морфогенеза перечисленных видов.

В большом жизненном цикле каждой особи, выросшей из семени, мы различаем 5 основных периодов развития: 1) эмбриональный, 2) латентный, 3) виргинильный, 4) генеративный и 5) сенильный.[1] Первые два периода для характеристики развития дерновины не столь существенны, как остальные, но для полноты картины морфогенеза мы все же коротко их охарактеризуем (в основном только в отношении длительности).

Эмбриональный период протекает с момента оплодотворения до полного вызревания зерновки и охватывает время созревания зародыша. Темп созревания зерновок степных злаков довольно высок. Так, по данным З. Г. Беспаловой (1962) и М. П. Солнцевой (1965), у *Stipa lessingiana* зерновка созревает в течение 12—16 дней. Примерно такая же длительность эмбрионального периода (в пределах двух недель) характерна и для остальных рассматриваемых видов. Исключение составляет *Agropyron pectiniforme*, зерновки которого созревают в течение месяца.

Латентный период протекает с момента полного созревания зерновки до прорастания. Длительность его строго индивидуальна для каждой зерновки и зависит от ее эколого-физиологических особенностей, еще слабо изученных.

Изучение минимальной длительности латентного периода показало, что среди изученных объектов есть виды, способные прорастать сразу же по созревании зерновок: *Agropyron pectiniforme, Psathyrostachys juncea*, а из ковылей — *Stipa orientalis* и *S. sareptana*. Остальные ковыли и типчак (*Festuca sulcata*) имеют первичный период покоя различной длительности — от 1.5 до 3 месяцев.

Обычно зерновки степных злаков прорастают весной, латентный период их длится около 10 месяцев. При благоприятной погоде некоторые зерновки, особенно у *Festuca sulcata* и *Stipa sareptana*, могут прорастать и осенью, т. е. через 3—4 месяца после созревания. Часть зерновок не прорастает ни в данном, ни в следующем году, оставаясь в почве и создавая запас семян. Еще не найден, к сожалению, способ определения возраста семян, сохраняющихся в почве. З. Г. Беспаловой удалось только выявить изменение цвета зерновок у типчака: зерновки старше одного года имеют более темную окраску покровных чешуй. Благодаря способности зерновок сохранять всхожесть при погребении в почву прорастать они могут и в годы, следующие за неурожайными. Так, в сухом 1959 г. ковылок (*Stipa lessingiana*) в тонковатополынно-типчаково-ковылковом сообществе совсем не цвел, тем не менее весной 1960 г. на 1 м^2 насчитывалось в среднем 25 всходов. Они появились за счет запаса семян в почве, который, по данным З. Г. Беспаловой, составлял к этому времени 220 зерновок на 1 м^2.

Максимальная длительность латентного периода у степных злаков еще не изучена. Работа эта сопряжена с большими методическими и практическими трудностями. Удалось выяснить, что в течение 2—3 лет (при хранении в лаборатории) зерновки *Festuca sulcata*, *Stipa lessingiana, Agropyron pectiniforme* и других видов всхожести не теряют. Скорее всего это — еще не предельный срок их жизни.

Виргинильный период охватывает время от прорастания зерновки до образования первого генеративного побега. Его разделяют на

---

[1] В названии периодов в основном использована терминология, предложенная Т. А. Работновым (1950), а в названиях возрастных этапов — терминология Н. В. Трулевич (1960).

3 возрастных этапа (Работнов, 1950; Трулевич, 1960, и др.), которым соответствуют 3 возрастные группы: 1) всходы или проростки, 2) ювенильные особи и 3) имматурные, или полувзрослые, особи.

Всходы (см. рисунок, *1*) имеют небольшую розетку листьев (2—3), главный корень и 1—2 придаточных корня.

Ювенильные особи (см. рисунок, *2*) уже состоят из нескольких побегов (у *Festuca sulcata*, например, от 5 до 20 побегов, у *Stipa lessingiana* и *S. sareptana* — 3—9 побегов), образующих маленькую дерновинку. Форма ее обычно треугольная или округлая; размеры — от 0.3 до 2—2.5 см у *Stipa lessingiana* и *S. sareptana*, от 0.5 до 1—1.5 см у *Festuca sulcata*. Главный корень у ювенильных особей еще сохраняется, но он уже не выделяется среди многочисленных придаточных корней.

Имматурные особи (см. рисунок, *3*), т. е. переходные ко взрослым, отличаются от ювенильных бо́льшим числом побегов и бо́льшим диаметром дерновин. Длина листьев у них почти такая же, как у взрослых молодых особей.

У злаков очень трудно наметить границу между всходами и ювенильными особями. Если у двудольных растений подсыхание семядолей свидетельствует о переходе особи в ювенильное состояние, то у злаков этот критерий не применим, так как вопрос о природе их семядоли до сих пор остается дискуссионным. Условно мы считаем особь ювенильной после отмирания колеоптиле, т. е. первого листа, по И. Г. Серебрякову (1952). Также слабо разработаны критерии выделения имматурных особей у злаков; в отличие от разнотравья, листья виргинильных и взрослых особей у них различаются только по длине пластинки, а не по форме.

В целом для виргинильного периода развития дерновинных злаков характерны следующие признаки: сравнительно небольшая длительность (от 3 до 6 лет и несколько более), моноподиальное нарастание побегов у плотнодерновинных полурозеточных видов и симподиальное — у безрозеточных рыхлодерновинных (*Agropyron pectiniforme*), образование небольшой дерновинки, отсутствие или очень слабо выраженное отмирание побегов и корней и вследствие этого физиологическая целостность особи (см. рисунок).

Следующий, генеративный период развития дерновины начинается со времени образования первых генеративных побегов и заканчивается, по Т. А. Работнову, тогда, когда растение уже теряет способность развивать цветоносные побеги. Однако в степных районах дерновинные злаки могут цвести при благоприятных погодных условиях и в следующем, сенильном периоде. Поэтому переход от генеративного к сенильному периоду здесь определяется значительным изменением соотношения живой и мертвой частей дерновины в пользу последней.

Морфологически в генеративном периоде хорошо различаются 2 возрастных этапа (молодые и зрелые растения), которым соответствуют 3 возрастные группы: молодые (I), средневозрастные (II) и стареющие (III) генеративные особи.

Молодые генеративные особи (см. рисунок, *4*) имеют небольшую дерновину округлой, реже треугольной формы. В начале этого периода дерновина может состоять из одного (материнского) парциального куста или включать два—несколько парциальных кустов, каждый из которых представляет собой систему побегов нескольких (3—4) порядков, связанных материнским побегом. Плотность стояния побегов большая, все побеги ортотропные. Затем дерновина разрастается, диаметр ее постепенно увеличивается. В краевой части дерновины продолжается интенсивное побегообразование, тогда как в центре условия существования побегов хуже и побегообразование слабее, чем на периферии. Здесь происходит отмирание не только отплодоносивших побегов, но и некоторых вегетативных (на разных этапах их развития, как в состоянии почек, так и в возрасте 3—4 лет). Парциальные кусты в центре состоят из меньшего числа побегов, чем краевые. Между парциальными кустами появляются небольшие отмершие участки. Уже на этом этапе иногда в первые же годы нарушается физиологическая целостность дерновины.

У средневозрастных особей (см. рисунок, 5) процесс отмирания захватывает весь центр дерновины. Появляется так называемая проплешина. Живые парциальные кусты кольцом окружают мертвую часть дерновины.

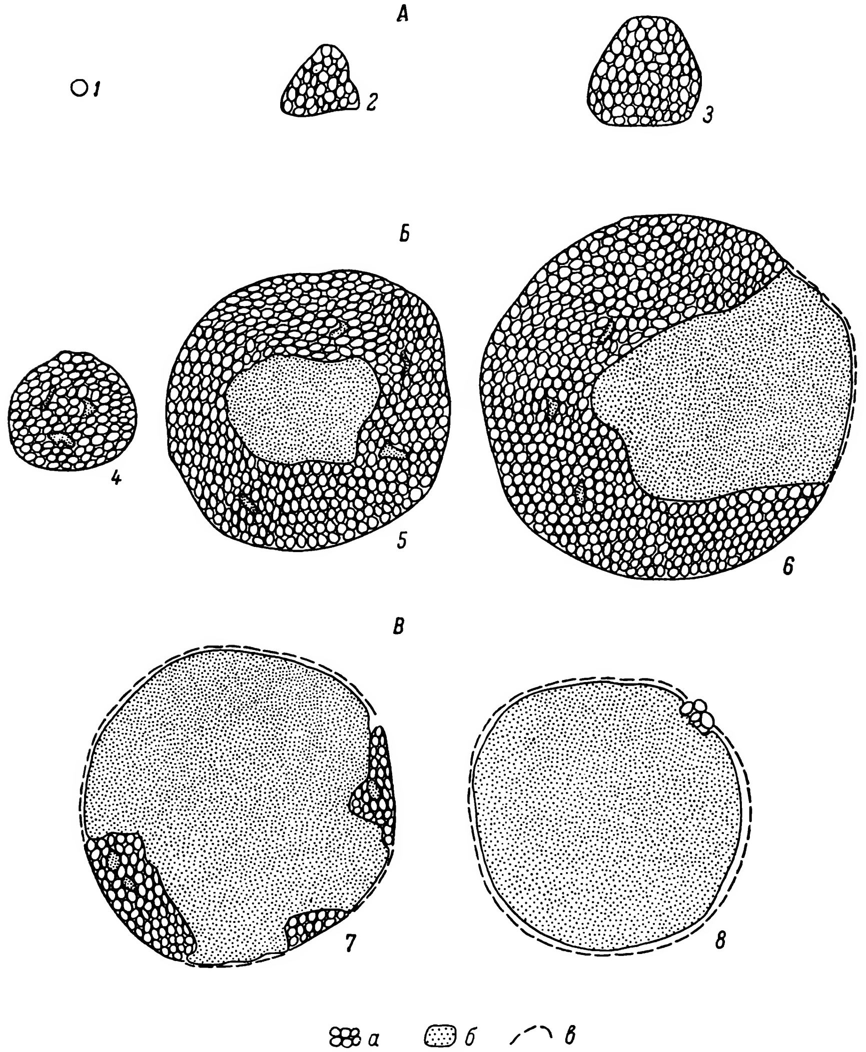


Схема строения дерновин степных злаков на разных возрастных этапах.

А — виргинильный период, *Б* — генеративный период, *В* — сенильный период; *1* — всход, *2* — ювенильное растение, *3* — имматурное растение, *4* — генеративное молодое растение, *5* — генеративное зрелое (средневозрастное) растение, *6* — генеративное зрелое (стареющее) растение, *7* — сенильное старое растение, *8* — сенильное отмирающее растение; *а* — живая часть дерновины, *б* — мертвая часть дерновины, *в* — предполагаемая граница дерновины.

При дальнейшем развитии у стареющих генеративных особей (см. рисунок, *6*) отмирание побегов и корней распространяется уже на внешнюю часть дерновины. Происходит выпадение некоторых периферийных кустов, приводящее к разрыву кольца живых побегов. Площадь, занимаемая живыми парциальными кустами, приобретает форму подковы.

Наряду с появлением цветоносных побегов в генеративном периоде наблюдается значительное увеличение общего числа побегов, диаметра дерновин и высоты особей (табл. 1).

Зрелые особи (средневозрастные и стареющие) имеют дерновины максимальных размеров, максимальное число парциальных кустов и по-

ТАБЛИЦА 1

Изменение некоторых морфологических показателей у степных дерновинных злаков на разных возрастных этапах генеративного и сенильного периодов

Показатели	Виды	Возрастные периоды и этапы			
		генеративный			сенильный
		молодые (I)	средневозрастные (II)	стареющие (III)	старые и отмирающие (IV)
Средний диаметр (в см):					
всей дерновины	*Stipa lessingiana*	2.0 ±0.07	5.2 ±0.2	5.6 ±0.3	—
	S. orientalis . .	1.5 ±0.3	6.0 ±0.4	9.4 ±0.7	—
	S. sareptana	3.9 ±0.2	7.3 ±0.4	8.3 ±0.5	—
	Festuca sulcata .	2.6 ±0.3	5.1 ±0.2	6.8 ±0.3	—
	Agropyron pectiniforme	3.1 ±0.2	7.4 ±0.4	8.8 ±0.4	9.0 ±0.5
мертвой части	*Stipa lessingiana*	Нет	3.5 ±0.1	3.9 ±0.2	—
	S. orientalis . .		4.6 ±0.4	7.2 ±0.6	—
	S. sareptana		4.3 ±0.3	6.1 ±0.4	—
	Festuca sulcata .		2.5 ±0.2	4.2 ±0.3	—
	Agropyron pectiniforme		3.1 ±0.3	5.7 ±0.3	7.8 ±0.7
Число побегов:					
вегетативных	*Stipa lessingiana*	12.0 ±0.9	40.0 ±2.2	39.9 ±3.3	12.0 ±1.5
	S. orientalis	41.5 ±6.0	121.8 ±9.9	124.6 ±10.9	33.2 ±3.9
	S. sareptana . .	27.0 ±2.2	68.0 ±6.5	69.0 ±7.7	24.0 ±3.3
	Festuca sulcata .	41.0 ±9.4	194.5 ±13.2	179.3 ±13.5	33.5 ±3.5
	Agropyron pectiniforme	1.6 ±0.4	3.8 ±0.7	8.6 ±1.8	5.4 ±0.9
генеративных	*Stipa lessingiana* [1]	—	—	—	—
	S. orientalis . .	10.6 ±6.9	46.2 ±5.5	31.0 ±3.5	6.5 ±1.1
	S. sareptana [1] . .	1.0 ±0.4	—	—	—
	Festuca sulcata	20.0 ±2.8	68.6 ±6.6	62.1 ±1.7	10.1 ±1.4
	Agropyron pectiniforme	12.8 ±0.5	35.9 ±3.2	30.3 ±2.4	10.5 ±1.3
Высота особей (в см):					
вегетативных	*Stipa lessingiana*	27.6 ±0.5	31.7 ±0.4	29.9 ±0.7	25.7 ±0.6
	S. orientalis . .	12.6 ±0.7	17.4 ±0.9	16.3 ±0.4	13.6 ±0.5
	S. sareptana . .	27.1 ±0.7	32.8 ±0.6	31.0 ±0.9	22.9 ±1.0
	Festuca sulcata	10.1 ±0.4	12.1 ±0.3	11.5 ±0.4	7.8 ±0.4
	Agropyron pectiniforme	7.2 ±1.5	14.5 ±1.6	13.9 ±1.6	12.7 ±1.1
генеративных	*Stipa lessingiana* [1]	—	—	—	—
	S. orientalis . .	16.6 ±0.9	25.1 ±0.7	23.4 ±0.8	18.5 ±0.8
	S. sareptana [1] . .	48.0 ±6.1	47.5	47.5	—
	Festuca sulcata	34.2 ±1.0	37.8 ±0.9	37.4 ±0.8	29.2 ±0.9
	Agropyron pectiniforme	41.0 ±1.4	45.0 ±1.3	41.3 ±1.4	29.7 ±1.2

[1] Только у отдельных особей были единичные генеративные побеги.

бегов в дерновине; высота вегетативных и генеративных особей в это время наибольшая (табл. 1). Плотность стояния побегов в течение генеративного периода несколько снижается, дерновина становится менее компактной, раскидистой. В этом возрастном периоде дерновина превращается в клон, представляющий собой вначале систему отдельных парциальных кустов, а затем совокупность их «очагов». Внешняя морфологическая целостность дерновины сохраняется, так как многочисленные корни, переплетаясь, не дают возможности ей развалиться.

Для всего генеративного периода характерно преобладание процессов нарастания над процессами отмирания.

ТАБЛИЦА 2

Изменение фенотипического состояния разновозрастных особей *Festuca sulcata*, *Stipa lessingiana* (тонковатополынно-типчаково-ковылковое сообщество) и *Stipa sareptana* (тонковатополынно-тырсиковое сообщество) в различные годы наблюдений. Карагандинская область, Жанааркинский район

Вид	Номер учетных площадок и растений	Возрастная группа	Фенотипическое состояние в различные годы наблюдений			
			1958	1959	1960	1961
Festuca sulcata	I/51	I	Генеративное (10—8)	Генеративное (37—7)	Вегетативное (36—0)	Генеративное (12—25)
	II/16	II	Генеративное (81—6)	Генеративное (140—30)	Вегетативное (75—0)	Вегетативное (110—0)
	II/36	III	Генеративное (78—1)	Генеративное (120—12)	Вегетативное (98—0)	Генеративное (165—7)
	IV/21	IV	Вегетативное (6—0)	Генеративное (8—1)	Вегетативное (10—0)	Вегетативное (25—0)
Stipa lessingiana	II/51	I	Генеративное (10—18)	Вегетативное (18—0)	Вегетативное (16—0)	Вегетативное (27—0)
	I/33	II	Генеративное (37—23)	Вегетативное (42—0)	Вегетативное (128—0)	Вегетативное (94—0)
	VII/60	III	Генеративное (41—11)	Вегетативное (41—0)	Генеративное (16—2)	Вегетативное (35—0)
	II/19	IV	Генеративное (58—8)	Вегетативное (24—0)	Вегетативное (48—0)	Вегетативное (31—0)
Stipa sareptana	VIII/13	I	—	Вегетативное (168—0)	Генеративное (144—7)	Генеративное (215—4)
	VI/20	II	—	Вегетативное (116—0)	Генеративное (156—8)	Вегетативное (270—0)
	IV/2	III	—	Вегетативное (112—0)	Генеративное (62—1)	Вегетативное (104—0)
	X/25	IV	—	Вегетативное (40—0)	Генеративное (22—1)	Вегетативное (18—0)

Примечание. В скобках первая цифра обозначает число вегетативных побегов, вторая — число генеративных побегов.

Последний — сенильный период развития — промежуток времени, в течение которого растение находится в состоянии отмирания. Начинается этот период тогда, когда процессы отмирания берут перевес над процессами нарастания, и кончается, когда происходит полное отмирание особи.

В сенильном периоде выделяются 2 возрастные группы: группа старых и группа отмирающих особей.[1] К первой относятся растения, у которых живыми остаются несколько разрозненных парциальных кустов, состоящих из небольшого количества вегетативных побегов (см. рисунок, *7*). Число генеративных побегов незначительно. Отмирающие особи насчитывают всего 1—2 парциальных куста, состоящих из нескольких побегов или даже от одного до 5—10 отдельных вегетативных побегов (см. рисунок, *8*). В благоприятные по погодным условиям годы такие растения все же могут дать 1—2 цветоносных побега. Листья сенильных особей значительно короче, чем у растений предыдущих групп. Дерновина разрушается, диаметр ее установить трудно. Продолжительность сенильного периода невелика по сравнению с длительностью генеративного периода.

---

[1] В табл. 1 и 2 эти группы особей объединены в IV возрастную группу.

У всех рассмотренных видов на любом этапе генеративного, а особенно сенильного периода развития, можно наблюдать перерывы в цветении (табл. 2).

Одной из существенных причин перерыва в цветении является истощение растения, обильно плодоносившего в предыдущем году. Так, в 1958 году (очень благоприятном для развития растений) у *Stipa lessingiana* встречались особи, все побеги которых (независимо от возраста побега) были генеративными. В следующем, 1959, году ковылок не цвел совсем. Перерывы в цветении у *Festuca sulcata* бывают значительно реже, чем у *Stipa lessingiana,* а у *Agropyron pectiniforme* их практически не бывает.

Итак, морфологически дерновина степных злаков представляет собой систему парциальных кустов, связанных структурно и физиологически обычно до генеративного периода, а затем образующих клон и сохраняющих территориальную и механическую связь до сенильного периода.

Соотношение живых и мертвых побегов, парциальных кустов и вообще частей дерновины определяет возрастной этап (или возрастную группу) в развитии дерновины. Соотношение этих этапов связано с абсолютным возрастом, а скорость их прохождения изменяется в зависимости от условий развития.

Длительность всего жизненного цикла и каждого этапа различная у разных видов и даже особей, но общим для всех степных дерновинных злаков является то, что у них короче всего виргинильный период, самый длинный — генеративный, особенно этап жизни зрелых особей. Переход от одной возрастной группы к другой совершается разными темпами: от молодых к средневозрастным — довольно быстро, от средневозрастных к стареющим — постепенно.

Таким образом, при учете возрастного состава популяций степных дерновинных злаков необходимо различать следующие возрастные группы: зачатки (зерновки урожая данного года и урожая прошлых лет), всходы, ювенильные, имматурные, молодые, средневозрастные, стареющие, старые и отмирающие особи. Численности и возрастному составу популяций некоторых степных дерновинных злаков будет посвящена следующая статья.

ЛИТЕРАТУРА

Белостоков Г. П. (1957). К побегообразованию плотнокустовых злаков. Бот. журн., 42, 8. — Беспалова З. Г. (1962). К эколого-биологической характеристике цветения и диссеминации некоторых видов ковылей в Центральном Казахстане. Пробл. бот., VI. — Биокомплексная характеристика основных ценозообразователей растительного покрова Центрального Казахстана. (1969). II. Под ред. А. А. Юнатова и Е. М. Лавренко. — Борисова И. В., Т. А. Попова. (1961). Опыт комплексной характеристики *Stipa lessingiana* Trin. et Rupr. Матер. Казахстанск. конф. по пробл. «Биолог. комплексы районов нового освоения, их рац. использование и обогащение». — Воронцова Л. И. (1967). Изменение жизненного состояния эдификаторов растительного покрова южной полупустыни под влиянием экологических условий. В сб.: Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. — Ермакова И. М. (1968). Признаки возрастных состояний овсяницы луговой (*Festuca pratensis* Huds.). В сб.: Вопросы биологии и экологии доминантов и эдификаторов растительных сообществ. Уч. зап. Пермск. отд. Всес. бот. общ., 64. — Жукова Л. А. (1961). Особенности возрастных изменений луговика дернистого. В сб.: Морфогенез растений, 2. — Курченко Е. И. (1967). Развитие дерновины лисохвоста влагалищного (*Alopecurus vaginatus* Pall.) в Горном Крыму. В сб.: Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. — Персикова З. И. (1959). Формирование и жизненный цикл некоторых дерновинных злаков. Научн. докл. высш. школы, биолог. науки, 3. — Работнов Т. А. (1950). Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 6. — Растительные сообщества и животное население степей и пустынь Центрального Казахстана. (1969). I. Под ред. Л. В. Арнольди и А. А. Юнатова. — Серебряков И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений. — Солнцева М. П. (1965). К биологии цветения и эмбриологии ковылей. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 17. — Трулевич Н. В. (1960). Изучение возрастного состава популяции растений злаково-полынных пастбищ и охрана их продуктивности. Вопросы географии, 48.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 5 XI 1970).

SUMMARY

The investigation of the processes of tillering and of the entire life cycle of certain caespitose steppe grasses (bunch grasses) of Central Kazakhstan, viz. *Stipa capillata*, *S. kirghisorum*, *S. lessingiana*, *S. orientalis*, *S. rubens*, *S. pennata*, *S. sareptana*, *Festuca sulcata*, *Agropyron pectiniforme* and *Psathyrostachys juncea*, made it possible to distinguish five main periods of development: Embryonic, Latent, Virginal, Generative, and Senile. The latter three periods are of particular importance for bunch formation. In their turn they can be divided into age phases to which there correspond definite age groups: emerging seedlings, juvenile, immature, young, middle-aged, senescent, old and dying individuals. These age-groups were used for estimating the age-composition of caespitose steppe grasses.

УДК 584.143 : 582.475.2(571.511)

А. В. Кнорре, Н. В. Ловелиус, Б. Н. Норин

КОЛЕБАНИЯ ПРИРОСТА *LARIX DAHURICA* TURCZ. В ЛЕСНОМ ОСТРОВЕ АРЫ-МАС (ТАЙМЫР)

С 1 рисунком

A. V. KNORRE, N. V. LOVELIUS AND B. N. NORIN.

VARIATIONS OF THE INCREMENT OF *LARIX DAHURICA* TURCZ. IN THE FOREST ISLET ARY-MAS (TAIMYR PENINSULA)

Проведен анализ роста модельных деревьев *Larix dahurica* на полярном пределе ее распространения в ур. Ары-Мас за 74° с. ш. Установлено наличие внутривекового ритма колебаний прироста лиственницы продолжительностью около 20 лет; обнаружено улучшение лесорастительных условий на севере со второй половины XIX в.

Изучение колебаний прироста древесных растений на вертикальном и северном пределах их распространения давно привлекает внимание исследователей. В крайних условиях древесные породы наиболее чувствительны к изменениям теплообеспеченности территории в период вегетации и могут быть использованы в качестве индикаторов при изучении колебаний климата (см. Тихомиров, 1941).

Во время работы Хатангского отряда Полярной экспедиции Ботанического института АН СССР в 1969 г. был собран материал для анализа прироста годичных колец и определения возрастной структуры древостоев лиственницы в ур. Ары-Мас на р. Новой, притоке Хатанги.[1]

Этот лесной остров является самым северным из описанных в мировой литературе (Толмачев, 1931). Он был изучен Л. Н. Тюлиной (1937), которая провела наряду с общим геоботаническим обследованием урочища анализ хода роста нескольких модельных деревьев; это позволило ей высказать соображение об улучшении условий произрастания древесной растительности на северном пределе и о продвижении леса в тундру в настоящее время.

Данные о колебаниях прироста деревьев и изменении лесных границ у вертикального и полярного пределов их распространения неоднократно обсуждались в отечественной и зарубежной литературе (Antevs, 1925; Толмачев, 1931; Erlandsson, 1936; Giddings, 1941; Тихомиров, 1941, 1962а, б; Hustich, 1948, 1956; Schove, 1954; Андреев, 1954, 1956; Галазий, 1954; Glock, 1955; Акимов, Братцев, 1957; Mikola, 1962; Адаменко, 1963; Ловелиус, 1966, 1970а, б; Толмачев, Токаревских, 1968).

Приводим краткую характеристику пробных площадей, на которых были выбраны модельные деревья.

Пробная площадь II. Лиственничное редколесье бруснично-осоковое гилокомиево-томентгипновое с ярусом ив, расположенное на высокой древней террасе р. Новой. Почва лесотундровая мерзлотная иллювиально-гумусовая слабо оподзоленная (на основной поверхности) и лесотундровая мерзлотная иллювиально-гумусовая глееватая (в небольших понижениях).

---

[1] Материал собран А. В. Кнорре и Б. Н. Нориным, обработан Н. В. Ловелиусом.

Древесный ярус имеет сомкнутость 0.2. Средняя высота деревьев 5—6 м, максимальная — 7 м; средний диаметр на высоте 1.3 м — 8 см, максимальный — 14 см; количество стволов на 1 га 680—720.

Пробная площадь III. Трещиноватая бугорково-мелкокочкарная пятнистая осоковая томентгипново-гилокомиевая лиственничная редина, расположенная в верхней части слабого склона северной экспозиции. Почвы: тундровая слабооглеенная, задернованная пропитанно-гумусовая (на бугорках), тундровая остаточно слабооглеенная деградированная пропитанно-гумусовая (на бугорках под голыми пятнами) и болотно-тундровая торфянисто-перегнойная (в понижениях — морозных трещинах).

Древесный ярус имеет сомкнутость меньше 0.1, количество стволов 260—280 на 1 га. Высота деревьев 1.5—5 м, диаметр 3—8 см на высоте 1.3 м.

ТАБЛИЦА 1

Характеристика модельных деревьев *Larix dahurica* Turcz., использованных для построения сводной серии годичных колец

№ п. п.	Место взятия модели, ее номер	Высота (м) / диаметр (см)	Возраст (лет)	Количество спилов / измерено годичных колец
1	Пробная площадь II Модельное дерево 1	5.0 / 10	58	6 / 154
2	Пробная площадь III Модельное дерево 1	4.5 / 14	118	5 / 230
3	Пробная площадь IV Модельное дерево 2	8.0 / 16	130	8 / 552
4	Пробная площадь II Модельное дерево 2	6.5 / 18	176	1 / 176
5	Пробная площадь III Модельное дерево 2	2.5 / 16	213	1 / 213

Примечание. Всего для построения сводной серии годичных колец лиственницы даурской обработаны данные по 5 модельным деревьям, у которых на 21 спиле измерено 1325 годичных колец.

Пробная площадь IV. Лиственничное редколесье ивково-ерниковое злаково-разнотравное аулакомиево-дрепанокладусовое. Древесный ярус имеет сомкнутость крон 0.3—0.4, количество стволов на 1 га 920—1000. Средняя высота лиственниц 7—7.5 м, максимальная 10 м; средний диаметр стволов на высоте груди 10 см, максимальный — 18 см. Деревья малосбежисты, с хорошо развитыми кронами.

В табл. 1 приводится характеристика 5 модельных деревьев; данные о них были обработаны для этой статьи.

Спилы модельных деревьев делались на уровне почвы, а последующие срезы через 0.5 м.

Измерения ширины годичных колец проводились по линии наибольшего прироста под микроскопом МИН-1, в единицах шкалы окуляр-микрометра (объектив ×8, окуляр-микрометр ×5) с точностью 0.025 мм.

Величины прироста за календарный год для каждой модели были получены путем осреднения данных измерений ширины годичного кольца на нескольких спилах. Затем полученные ряды для 5 модельных деревьев суммировались по календарным годам для получения средней величины годичного прироста в трех местообитаниях лиственницы. Сведение данных по модельным деревьям разного возраста (см. табл. 1) позволяет нивелировать возрастную физиологическую кривую, и без того слабо выраженную в росте деревьев в крайних условиях обитания. Далее абсолютные значения прироста были переведены в нормированные величины (модульные коэффициенты), по В. Е. Рудакову (1951), путем расчета отклонений от 31-летней средней скользящей нормы. Таким образом, было достигнуто вторичное сглаживание возрастной физиологической кривой и устранены различия в количестве образцов на отдельных участках полученного 213-летнего ряда (табл. 2). Для выявления повторяемости аномально больших и аномально малых приростов данные нормированного ряда годичных колец были сглажены по методу перекатывающихся средних (Полозова, Рубинштейн, 1966), широко используемым при обработке метеорологической информации. В качестве исходного при осреднении был принят 15-летний «шаг», что позволило устранить мелкие колебания и выявить наиболее существенные. На рисунке приведена сводная кривая прироста годичных колец лиственницы в лесном острове Ары-Мас, полученная в результате 15-летнего скользящего сглаживания сводного ряда, представленного в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Индексы годичных колец *Larix dahurica* Turcz. в лесном острове Ары-Мас

Годы	Величины годичного прироста за отдельные годы в отклонениях от 31-летней средней скользящей нормы (в %)									
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1960	79	82	84	65	99	103	85	136	94	97
1950	101	108	75	119	61	114	130	101	95	106
1940	104	158	126	78	75	134	121	91	136	97
1930	82	91	115	83	88	103	125	87	92	89
1920	107	111	113	91	133	101	135	55	110	114
1910	58	42	37	37	86	66	115	119	103	94
1900	112	91	108	107	104	86	68	57	121	90
1890	54	78	83	60	112	102	104	185	161	91
1880	208	166	150	105	117	72	46	84	97	59
1870	70	65	54	80	70	66	82	102	169	224
1860	138	114	101	118	124	108	95	87	106	55
1850	79	110	115	73	45	92	120	138	108	140
1840	124	83	108	75	100	109	107	104	128	121
1830	57	56	55	107	105	63	46	22	39	106
1820	169	97	120	160	130	92	53	43	40	39
1810	104	91	63	79	75	77	89	91	106	90
1800	92	95	58	94	99	140	179	181	122	112
1790	90	76	75	56	71	59	64	67	44	116
1780	126	160	106	96	76	130	147	171	84	98
1770	118	98	92	49	40	85	93	140	121	140
1760	159	116	101	82	110	105	81	67	48	118
1750	—	—	—	—	—	—	53	85	92	258

Примечание. Значения прироста годичных колец на концах ряда рассчитывались с учетом уменьшения средней скользящей многолетней нормы с 31 года до 16 лет.

Проведенная обработка дала возможность выявить ритмичность в колебаниях прироста лиственницы на полярной границе ее распространения (за пределами 72° с. ш.) и установить годы аномальных приростов, которые приведены в табл. 3. Расчет повторяемости экстремумов позволил установить наличие внутривекового ритма продолжительностью около 20 лет, выявленного ранее для Скандинавии (Erlandsson, 1936) и гор Путорана (Ловелиус, 1969, 1970а). Кроме того, установлено, что наряду с колебаниями внутривекового ритма четко прослеживается тенденция улучшения лесорастительных условий на севере со второй половины XIX в. Появилась возможность говорить об одновременном ухудшении условий произрастания лесов на вертикальной и полярной границах леса на территории СССР, которое обусловлено глобальным похолоданием в северном полушарии в первой половине XIX в., отмеченным многими исследователями (Шнитников, 1957, 1961, 1968; Полозова, Рубинштейн, 1966; Говоруха, 1968, и др.).

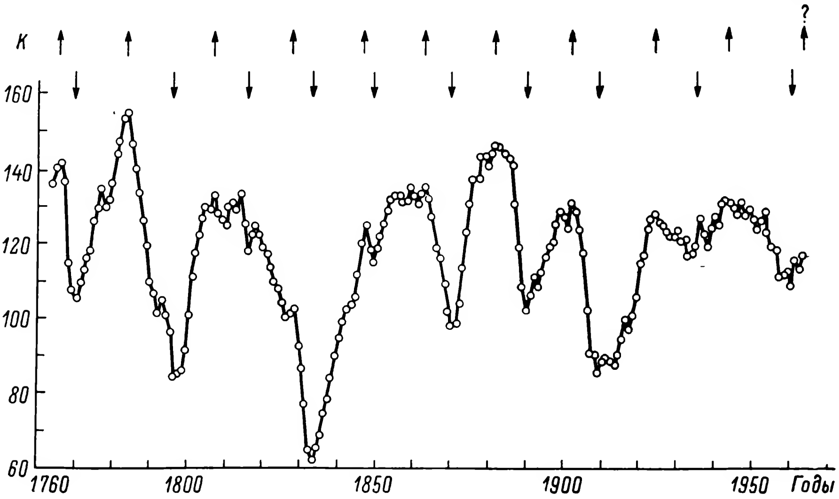
Обращает на себя внимание ход приростов лиственницы в текущем столетии, в котором четко отражен период, получивший в географической литературе название «периода потепления Арктики» (см. рисунок).

ТАБЛИЦА 3

Даты экстремумов прироста годичных колец лиственницы даурской в лесном острове Ары-Мас

Годы минимальных приростов	Интервал (лет)	Годы максимальных приростов	Интервал (лет)
1770		1766	
	26		18
1796		1784	
	20		23
1816		1807	
	17		21
1833		1828	
	16		19
1849		1847	
	21		16
1870		1863	
	20		19
1890		1882	
	19		20
1909		1902	
	25		22
1934		1924	
	26		19
1960		1943	
			20
—		?1963	—
Средние	21.0±3.7	Средние	19.7±2.0

Даже предварительные данные о колебаниях прироста годичных колец лиственницы в лесном острове Ары-Мас позволяют сделать вывод, что деревья этого северного форпоста лесной растительности четко отражают глобальные изменения в природной обстановке приарктических широт северного полушария. Особое значение приобретает этот вывод в связи с изучением истории растительности Крайнего Севера.



Сводная кривая прироста годичных колец лиственницы даурской в лесном острове Ары-Мас (получена в результате 15-летнего скользящего сглаживания сводного ряда, представленного в табл. 2).

К — модульный коэффициент; *стрелками* обозначены максимумы и минимумы прироста.

Применение дендроиндикаторов, как неоднократно отмечали отечественные и зарубежные исследователи, является весьма перспективным методом при воссоздании климатических условий прошлого.

По существу построение сводного графика хода роста лиственницы по диаметру ствола дает приближенную характеристику ритмической изменчивости биологической продуктивности этой древесной породы на северном пределе ее распространения.

Очередной задачей начатых исследований является изучение изменчивости прироста биомассы в лиственничниках лесного острова Ары-Мас, выявление соотношения надземной и подземной фитомассы, установление роли разных жизненных форм лиственницы в заселении безлесных участков и т. д. Конечной целью наших исследований колебаний прироста лиственницы являются достоверные предсказания направления изменений прироста древесных растений на Крайнем Севере.

ЛИТЕРАТУРА

Адаменко В. Н. (1963). Опыт изучения существования ледников Полярного Урала за 260-летний период по дендрохронологическим данным. Гляциология, 9. — Акимов А. Т., Л. А. Братцев. (1957). Динамика северной границы леса в правой части бассейна р. Усы. Изв. Коми фил. ВГО, 4. — Андреев В. Н. (1954). Продвижение лесной растительности в тундру в связи с защитными свойствами лесопосадок на севере. Бот. журн., 39, 1. — Андреев В. Н. (1956). Заселение тундры лесом в современную эпоху. В сб.: Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение, 1. — Виноградов Б. В. (1964). Растительные индикаторы и их использование при изучении растительных ресурсов. — Галазий Г. И. (1954). Вертикальный предел древесной растительности в горах Восточной Сибири и его динамика. Тр. БИН АН СССР, сер. III, 9. — Говоруха Л. С. (1968). О радиоуглеродных датировках в географических исследованиях на Земле Франца-Иосифа и Северной Земле. Проблемы Арктики и Антарктики, 28. — Колищук В. Г. (1966). Динамика прироста горной сосны *Pinus mughus* Scop. в связи с солнечной активностью. ДАН СССР, 167, 3. — Комин Г. Е. (1963). Влияние циклических колебаний климата на рост и возрастную структуру девственных насаждений. Изв. Сибирск. отд. АН СССР, сер. биол.-мед. наук, 3, 12. — Ловелиус Н. В. (1966). Опыт применения дендрохронологического анализа для изучения изменений климата (на примере Восточного Саяна). Тез. докл. XIX межвуз. конф. «Герценовские чтения». Л. — Ловелиус Н. В. (1968). Дендрохронологические данные сосны болотной как показатель условий среды. Матер. Всес. совещания — научн. конференции по вопросам дендрохронологии и дендроклиматологии. Вильнюс. — Ловелиус Н. В. (1969). О дендрохронологических исследованиях в горах Путорана. Кратк. содерж. докладов XXI межвуз. конф. «Герценовские чтения». Л. — Ловелиус Н. В. (1970а). Теплообеспеченность гор Путорана и ледовитость Балтики. Изв. ВГО, 102, 1. — Ловелиус Н. В. (1970б). Колебания прироста древесных растений на верхнем пределе распространения. Изв. ВГО, 102, 2. — Молчанов А. А. (1961). Лес и климат. — Полозова Л. Г., Е. С. Рубинштейн. (1966). Современные изменения климата. — Рудаков В. Е. (1951). Метод изучения влияния колебаний климата на толщину годичных колец дерева. ДАН АрмССР, XIII, 3. — Тарасов А. И. (1968). Об изменчивости годичного прироста ели по толщине в связи со степенью угнетения деревьев и колебаниями природных условий. Лесоведение, 2. — Тихомиров Б. А. (1941). К вопросу о динамике полярного и вертикального пределов лесов Евразии. Сов. бот., 5—6. — Тихомиров Б. А. (1953). Безлесье тундры и его преодоление. Бот. журн., 38, 4. — Тихомиров Б. А. (1962а). Основные проблемы взаимоотношения леса и тундры на современном этапе. Тр. Одесск. унив., сер. геолог. и географ. наук, 152, 9. — Тихомиров Б. А. (1962б). Безлесье тундры, его причины и пути преодоления. — Толмачев А. И. (1931). О распространении древесных пород к северной границе лесов в области между Енисеем и Хатангой. Тр. Полярн. комисс. АН СССР, 5. — Толмачев А. И., С. А. Токаревских. (1968). Исследование района «лесного острова» у р. Море-Ю в Большеземельской тундре. Бот. журн., 53, 4. — Тольский А. П. (1936). К вопросу о выявлении колебаний климата по анализам хода роста деревьев. Тр. по сельск. хоз. и метеоролог., 24. — Тушинский Г. К. (1966). Космос и ритмы природы Земли. — Тюлина Л. Н. (1936). О лесной растительности Анадырского края и ее взаимоотношении с тундрой. Тр. Арктич. инст., 40 (Геоботаника). — Тюлина Л. Н. (1937). Лесная растительность Хатангского района у ее северного предела. Тр. Арктич. инст., 63 (Геоботаника). — Шиятов С. Г. (1967). Колебания климата и возрастная структура древостоев лиственничных редколесий в горах Полярного Урала. В сб.: Растительность лесотундры и пути ее освоения. — Шнитников А. В. (1957). Изменчивость общей увлажненности материков северного полушария. Записки ГО СССР, нов. сер., 16. — Шнитников А. В. (1961). Современная фаза внутривековой изменчивости горного оледенения северного полушария.

Изв. ВГО, 1. — Шнитников А. В. (1968). Колебания климата в текущем тысячелетии и их палеогеографическое значение. Докл. на ежегодн. чтениях памяти Л. С. Берга, VIII—XIV (1960—1966). — Antevs E. (1925). The big tree as a climatic measure. Carnegie Inst. Publ., 352. — Erlandsson S. (1936). Dendro-chronological studies. Data 23. Geokronol. Inst. — Giddings J. L. (1941). Dendrochronology in northern Alaska. Univ. Arizona Bull., 12, 4. — Glock W. S. (1955). Growth rings and climate. Bot. Rev., 21. — Hustich I. (1948). The Scotch Pine in northermmost Finland. Acta Bot. Fenn., 42. — Hustich I. (1956). Correlation of tree-ring chronologies of Alaska, Labrador and Northern Europe. Acta Geographica, 15, 3. — Mikola P. (1962). Temperature and tree growth near the northern timber line. In: Tree Growth. — Schove D. (1954). Summer temperatures and tree-rings in North-Scandinavia. A. D. 1461—1950.

Красноярский государственный заповедник
и
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 31 VII 1970).

SUMMARY

An analysis of the growth of model *Larix dahurica* Turcz., trees at the extreme northern limit of distribution of trees (locality Ary-Mas to the north of 72° n. l.) was carried out. The existence of an intracentennial rhythm of increment variation (with the about 20 years'periodicity) in this larch was established and the tendency to the improvement of environmental conditions for tree growth in the north since the second half of XIXth century was traced.

УДК 581.192.7+632.954 : 581.2

Ю. С. Смирнов, Ал. А. Федоров и М. Я. Школьник

ТЕРАТОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ У РАСТЕНИЙ, ВЫЗВАННЫЕ БОЛЬШИМИ ДОЗАМИ СТИМУЛЯТОРОВ РОСТА И ГЕРБИЦИДОВ, И ИХ БИОХИМИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ

С 6 рисунками

Ju. S. SMIRNOV, AL. A. FEDOROV AND M. J. SHKOLJNIK. TERATISMS IN PLANTS INDUCED BY HIGH DOSES OF GROWTH STIMULATORS AND HERBICIDES; BIOCHEMICAL MECHANISMS OF THE INDUCTION OF THESE TERATISMS

Приводится краткий обзор литературы о тератологических изменениях, вызванных стимуляторами роста и гербицидами в высоких концентрациях (2.4-Д, ГМК, ИУК и других), и о возникающих при этом нарушениях деления клеток, нуклеинового обмена, тонкой структуры хроматина и состояния его ДНК.

В проведенных на подсолнечнике *Helianthus annuus* L. опытах показано, что обработка семян[1] указанными соединениями в высоких дозах вызывает различные тератологические изменения (наибольшее разнообразие которых наблюдается при воздействии 2.4-Д). У таких растений наблюдается сильное активирование фермента рибонуклеазы, которое было обнаружено авторами ранее при воздействии различными факторами, вызывающими морфологическую изменчивость растений. Привлекаются литературные данные, свидетельствующие о том, что активирование указанного фермента может быть одной из причин нарушения митозов, влекущего за собой появление тератологических изменений.

Имеется ряд работ о влиянии высоких концентраций стимуляторов роста — гетероауксина (ИУК), α-нефтилуксусной кислоты, гиббереллина и других, а также гербицидов, в том числе 2.4-дихлорфеноксиуксусной кислоты (2.4-Д) и гидразида малеиновой кислоты (ГМК), на морфологическую изменчивость растений. Бил (Beal, 1945) и Свенсон (Swanson, 1946) были первыми из тех, кто обнаружил морфологические изменения под влиянием 2.4-Д.

Обработка растений 2.4-Д вызывает различные изменения: нарушения листорасположения и формы листовой пластинки (Ракитин и др., 1948; Ивановская, 1950; Linser и др., 1955; Van-Steveninck, 1956; Лихолат, 1964; Волынец, Гуз, 1968), появление аномальных соцветий, цветков и пыльников (Ракитин и др., 1948; Gavandan, Debroux, 1955; Astie, 1956а, б, 1957а, б, 1960; Grossin, 1957; Mathon, 1957; Aymard, 1960; Алабушев, 1961) и аномальных плодов (Kulpa, 1961; Сарнацкая, 1962). Астье (Astie, 1960), описав ряд морфологических изменений у растений, полученных под влиянием 2.4-Д, приходит к заключению, что образование терат подчиняется тем же законам, что и образование нормальных форм, на что ранее было указано и другими авторами (Hallier, 1905; Penzig, 1921—1922; Кренке, 1933—1935; Козо-Полянский, 1936, и др.).

Как показано в ряде работ (Hoagland, и др., 1953; Дункель и др., 1954; Hieke, 1961; Козлова, 1962; Неупокоева, 1968; Селицкая, 1968), обработка растений ГМК ведет к нарушению строения генеративных органов и формы листовой пластинки, отмиранию точек роста стебля, к появлению аномальных корней.

---

[1] Термин «семена» здесь и далее употребляется в агрономическом смысле как синоним семянок.

Высокие концентрации ИУК вызывают морфологические изменения, которые в основном сходны с изменениями, наблюдающимися при применении 2.4-Д и ГМК (Laibach, Mai, 1936; Холодный и др., 1944; Ванин, Соколов, 1949; Яковлев, Снегирев, 1954). В работе Холли (Holly, 1954) описаны различные тератологические изменения стебля, листьев, корней, цветков и плодов под влиянием 2.4-Д, 2.4,5-Т и 2-метил-4-хлорфеноксиуксусной кислоты, т. е. гербицидов, широко применяемых в Англии. Д. П. Снегирев (1959), воздействуя парафеноксиуксусной кислотой, получил аномальные цветки у топинамбура *Helianthus tuberosus* L. и репчатого лука *Allium cepa* L.

Морфологические изменения были обнаружены при воздействии гибереллина (Chouard, 1952; Верзилов, Каспарян, 1968) и его структурного аналога морфактина (Саидова, Турецкая, 1969; Harada, 1969; Rehm, 1969).

Из этого краткого обзора литературы видно, что структурные аномалии у растений, появляющиеся под воздействием стимуляторов роста и гербицидов, затрагивают не только вегетативную сферу, но и генеративные органы. Эти аномалии весьма разнообразны. В чем же физиолого-биохимические причины этих нарушений?

В предыдущей статье (Школьник, Смирнов, 1970б) на основании литературных данных мы указали, что многие из описанных морфологических изменений так или иначе связаны с нарушением нормального хода митозов при заложении и развитии органов. Так, например, М. Ф. Данилова (1961), перечисляя внешние факторы появления фасциированных растений, относит к ним также ауксины и некоторые другие регуляторы роста. Она указывает, что они прежде всего воздействуют на клеточные деления, изменяя их ритмику, замедляя или ускоряя их. При этом наблюдаются определенные закономерности в изменении характера дифференциации конуса нарастания.

Как установлено разными авторами, ГМК, вызывающий морфологические изменения, ингибирует клеточные деления в корнях *Vicia faba* L. (Darlington, McLeish, 1951), *Pisum sativum* L. (Compton, 1952; Лобов и др., 1969), *Allium cepa* L. (McManus, 1960), *A. fistulosum* L. (Щербаков и др., 1965), в стеблях *Phaseolus vulgaris* L. (Greulach, Athison, 1953), а также и у водоросли *Protocentrum micans* Ehrh. (Dodge, 1964). В ряде работ приводятся данные о подавлении роста под влиянием ГМК (Devson, Rollen, 1951; Compton, 1952; Carlson, 1954; Mericle и др., 1955; Gifford, 1956; Esau, 1957, и др.). Авторы этих исследований приходят к общему мнению, что ГМК является антимитотическим агентом.

Как показали Д. П. Лобов и др. (1969), обработка ГМК в концентрациях 10^{-4} и 10^{-2}M ингибирует деление клеток корня у *Pisum sativum* L. и ведет к появлению хромосомных аберраций. При воздействии ГМК в высокой концентрации отмечается некоторое уменьшение числа клеток, находящихся в профазе, и повышение их числа в метафазе. Хромосомы заметно укорачиваются и уплотняются. Авторы предполагают, что нарушение митотической активности связано с тем, что ГМК связывается с белками хроматина, ответственными за синтез и РНК.

В ряде работ (Greulach, 1955; Поволоцкая, 1961; Ракитин и Стрельникова, 1970, и др.) показано, что ГМК подавляет синтез нуклеиновых кислот и белков и нарушает биосинтез пуриновых оснований нуклеиновых кислот на его раннем этапе.

С помощью пуриновых и пиримидиновых оснований — аденина, гуанина, тимина, урацила и цитозина — удается снять ингибирующее действие ГМК на рост и развитие растений. Нарушения митоза наблюдаются также под влиянием 2.4-Д. Так, Т. Н. Елсакова (1964) показала, что при воздействии высоких доз 2.4-Д появляется амитоз, который приводит к образованию конгломератов ядерного вещества или очень крупных фрагментированных ядер без ядрышек или же, наоборот, с большим числом ядрышек. Происходит уменьшение содержания РНК, которому предшествует изменение состояния ДНК, усиливается деформация и деградация ядер с образованием отдельных хроматиновых зерен.

Т. Н. Елсаковой и М. Ф. Милицкой (1966) и М. Ф. Милицкой (1969) было обнаружено, что ингибирующие дозы 2.4-Д вызывают переход хроматина в компактное стабильное состояние и фрагментацию хроматиновых нитей. По мнению этих авторов, высокие дозы 2.4-Д вызывают повреждение хроматина, что влечет за собой нарушение морфогенетической функции клеточного ядра и соответствующие нарушения гистогенеза и органообразовательных процессов. Л. С. Сердюк и др. (1969) показали, что высокие дозы 2.4-Д вызывают уплотнение белково-липоидной упаковки ДНК и переход хроматина в особое компактное состояние.

Р. Р. Ахметов (1969) изучил влияние стимулирующих и ингибирующих концентраций физиологически активных веществ — 2.4-Д и гиббереллина — на состояние хроматина растений. Им было показано, что низкие дозы этих веществ ведут к диспергированию, а высокие дозы — к конденсированию фибриллярных элементов хроматина. По его мнению, в клетке наряду со специфической репрессией генов существует общая неспецифическая система активации и инактивации хроматина, оперирующая на уровне его фибриллярных элементов. Однако эти структурные переходы составляют необходимый этап в общей системе генетической регуляции, обусловливающей открытие или закрытие специфических путей регуляции на генном уровне. В. Г. Конарев и Т. Н. Елсакова (Елсакова, 1964; Конарев, Елсакова, 1965) показали, что обработка семян гороха и кукурузы высокими дозами 2.4-Д вызывает уменьшение свободных и увеличение связанных с белками фосфатных групп РНК.

Е. Мадейките (1969) обнаружила, что 2.4-Д подавляет синтез нуклеиновых кислот, особенно синтез ДНК в верхушках стеблей подсолнечника, и вызывает изменение соотношения свободной и связанной с белком РНК в слабо дифференцированных участках стебля. ИУК в высокой концентрации (10^{-3}М) также подавляет синтез ДНК в верхушках побегов томатов и подсолнечника. Л. А. Жданова (1959) при воздействии ИУК в концентрации $1.5 \cdot 10^{-3}$М выявила снижение содержания нуклеиновых кислот у люпина, которое наблюдается уже на второй день после обработки растений и остается сниженным в дальнейшем. Падение содержания ДНК на единицу сухого веса у растений, обработанных ИУК, автор объясняет торможением митозов. Ройчоудхури и Сэн (Roychoudhury, Sen, 1964) обнаружили у проростков гороха уменьшение соотношения свободных и связанных с белками фосфатных групп РНК при воздействии ИУК. Сходное влияние на их соотношение при продолжительном воздействии оказывают даже невысокие дозы физиологически активных веществ, например гиббереллина и кинетина (Елсакова, 1964; Конарев, Елсакова, 1965).

Следует отметить, что при хлоридном засолении, когда у растений наблюдаются морфологические изменения вегетативных и репродуктивных органов (Соловьев, 1960), происходит ингибирование синтеза ДНК в ядре (Авилова, 1966), которому предшествует изменение физико-химического состояния ее молекулы, вызывающее их денатурацию и полимеризацию. Л. Д. Авилова объясняет этим торможение митотической активности меристем и угнетение роста клеток в зоне растяжения.

Б. А. Попов и др. (1966) с помощью электронного микроскопа обнаружили через 10—20 дней после засоления увеличение размеров ядрышка, а на 30-й день его уменьшение, частичное разрушение оболочки ядра и нарушение структуры хроматина, который образовывал отдельные скопления.

Позже Б. П. Строгонов и др. (1970) на основании полученных ими данных об изменении фракционного состава гистонов под влиянием засоления пришли к заключению, что в этих условиях нарушается связь комплекса ДНК-гистон (т. е. происходит диссоциация гистоновых комплексов), что должно вести к утрате клеткой способности контролировать генетический аппарат. По их мнению, это и приводит к формативным изменениям.

Нарушение митозов, служащее основой морфологических изменений, может быть вызвано также деградацией или разрушением ядрышка под влиянием высокоактивной рибонуклеазы (Jurand и др., 1962; Простакова, 1968), которое, как известно (McLeish, 1954, и др.), ответственно за подготовку клетки к митозу. В наших работах (Федоров и др., 1969; Школьник и Смирнов, 1970а, б) обнаружено, что растения с морфологическими изменениями под влиянием 8-азагуанина, высоких доз азота, никеля, кобальта, хрома и бора характеризуются значительным повышением активности рибонуклеазы.

Имеются данные о подавлении клеточного деления рибонуклеазой (Kaufman, Das, 1954). Нарушения клеточного деления могут быть вызваны не только разрушением ядрышка, но и нарушением нуклеинового обмена под воздействием нуклеаз. Такое явление было отмечено в литературе (Firket и др., 1955).

Согласно гипотезе М. Я. Школьника (Школьник, 1966; Школьник и Смирнов, 1970а, б), усиление активности рибонуклеазы, связанное с морфологическими изменениями растений, может быть одним из важнейших биохимических механизмов формативных изменений также благодаря тому, что этот фермент нарушает специфические белковые синтезы. В пользу этой гипотезы свидетельствуют данные о способности рибонуклеазы не только вызывать распад РНК, но и нарушать структуру ДНК (благодаря дестабилизирующему действию на ее спиральную структуру), а также вызывать деградацию различных фракций РНК, нарушать их структуру (Nicholas, 1967; Константинова и Фукс, 1969) и изменять нуклеотидный состав РНК (как это было показано на бактериях — см. Jenner, 1959). Изменение нуклеотидного состава РНК должно приводить к изменению свойств образующих нуклеиновых кислот и белков, а значит и ферментов.

Нам представлялось интересным выяснить, происходит ли у растений, морфологически измененных под влиянием стимуляторов роста и гербицидов, повышение активности рибонуклеазы, как это наблюдается под влиянием других факторов, вызывающих морфологические изменения. С этой целью на подсолнечнике было проведено изучение влияния высоких концентраций 2.4-Д, ГМК и ИУК на морфологическую изменчивость и активность рибонуклеазы. Активность этого фермента определялась по модифицированному методу Анфинсена и др. (Anfinsen и др., 1954).

Опыты с 2.4-Д

В наших опытах семена намачивались в растворе 2.4-Д высокой концентрации (350 мг/л) в течение четырех часов. Затем они отмывались в дистиллированной воде и проращивались в рулонах из фильтровальной бумаги, опущенных одним концом в дистиллированную воду. Кроме варианта с 2.4-Д, были также варианты с бором (контроль) и без него. В двух последних вариантах семена проращивались все время на дистиллированной воде. Вариант с исключением бора был введен для сравнения в связи с известными фактами о появлении морфологических изменений при борной недостаточности (Школьник и Маевская, 1960).

Вскоре после того как растения помещались на раствор Кнопа, начали появляться морфологические изменения. Они были весьма многообразны. Так, мы наблюдали сдвоение листа и появление несимметричных пар листьев; возникновение ковшеобразных и гофрированных листовых пластинок; складывание их вдоль главной жилки; образование асцидий в результате срастания третьего и четвертого листьев; появление редуцированных листьев, имевших только главную жилку без пластинки; утолщение жилок (особенно главной); исчезновение главной жилки при образовании лопастной пластинки; образование когтевидного рахиса листа; изменение листорасположения и появление мутовок листьев; переход

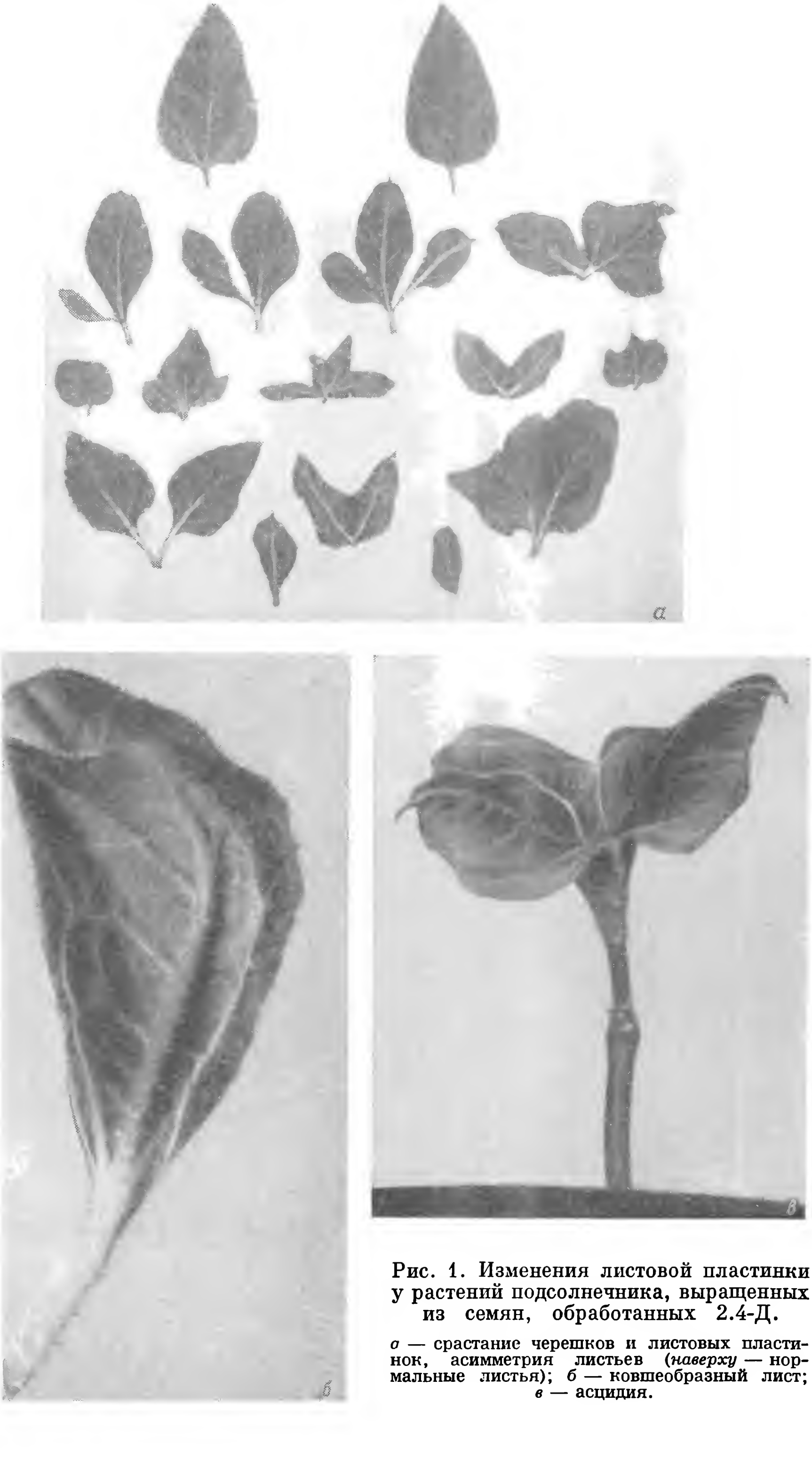
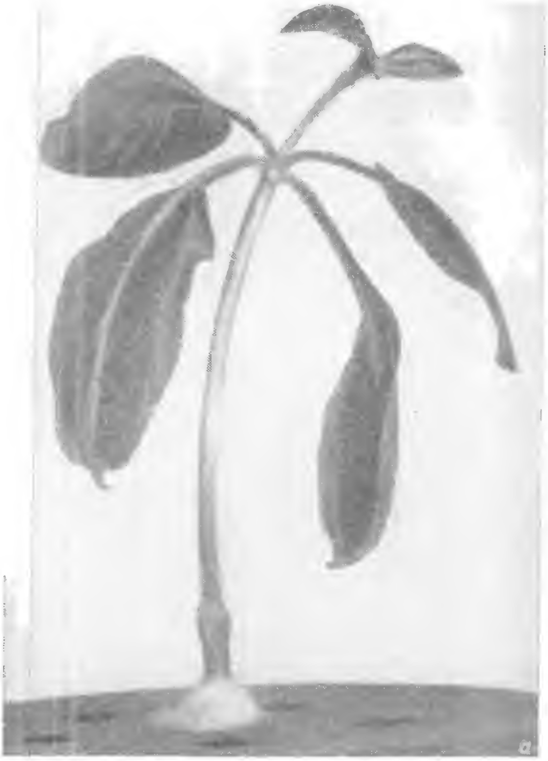


Рис. 1. Изменения листовой пластинки у растений подсолнечника, выращенных из семян, обработанных 2.4-Д.

а — срастание черешков и листовых пластинок, асимметрия листьев (*наверху* — нормальные листья); *б* — ковшеобразный лист; *в* — асцидия.



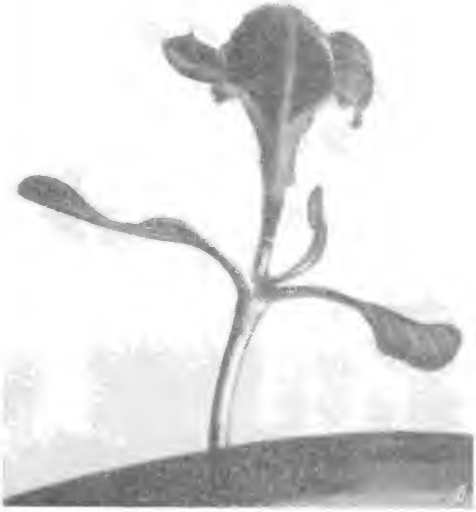


Рис. 2. Изменение листорасположения у растений подсолнечника, выращенных из семян, обработанных 2.4-Д.

а — мутовчатое листорасположение, виден когтевидный рахис; *б* — дополнительные листья (над семядолями) с измененной фототропической реакцией, видно срастание листьев и образование асцидии.

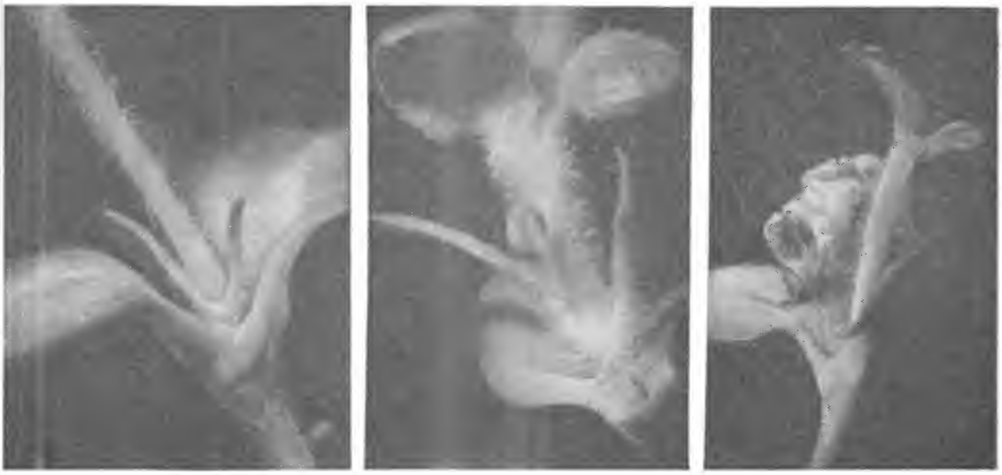


Рис. 3. Морфологические изменения растений подсолнечника, выращенных из семян, обработанных 2.4-Д.

Справа — появление нескольких побегов, *слева* и *в центре* — дополнительные нитевидные листья (без листовой пластинки).

от супротивного к очередному листорасположению; возникновение дополнительных листьев с измененным положением (на 180°); появление верхушечных розеток листьев как следствие укорачивания междоузлий; искривление побега и появление дополнительных побегов и нитевидных листьев без листовой пластинки; образование бульбообразных фасциированных корней (рис. 1—4).

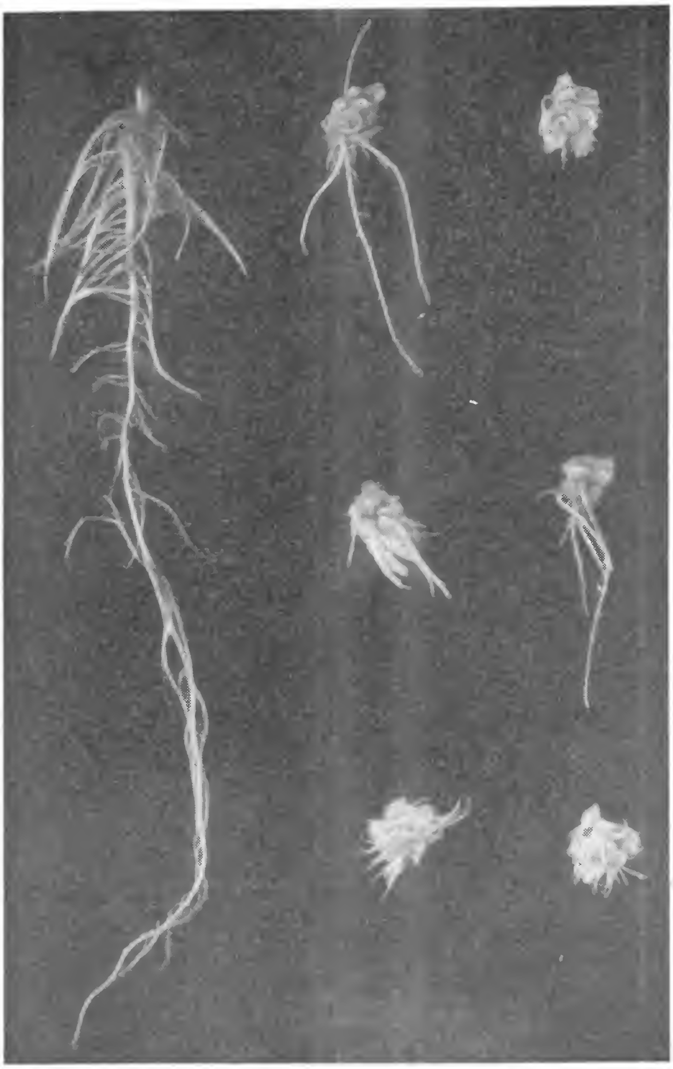


Рис. 4. Образование бульбообразных и фасциированных корней у растений подсолнечника, выращенных из семян, обработанных 2.4-Д.

Слева — нормальный корень.

У растений, получивших бор, семена которых не были обработаны 2.4-Д, морфологических изменений не наблюдалось.

В табл. 1 приводятся данные об активности рибонуклеазы в листьях и корнях растений, выращенных на растворе Кнопа с бором, находившихся в таких же условиях, но полученных из семян, обработанных 2.4-Д, и в растениях, не получивших бора.

Как видно из приведенных в табл. 1 данных, обработка семян 2.4-Д в высокой концентрации, так же как исключение бора, ведет к значительному повышению активности рибонуклеазы в листьях и корнях. Следует отметить, что активность фермента у растений, выращенных без бора, всегда была выше, чем у растений, подвергшихся воздействию 2.4-Д.

Опыты с ГМК

Семена подсолнечника намачивались в 0.1% растворе ГМК в течение 18 часов. Затем они промывались водой и проращивались (до помещения на питательный раствор) в рулонах из фильтровальной бумаги.

Так же как и в опыте с 2.4-Д, вскоре после помещения растений на питательную смесь у них начали появляться морфологические изменения: карликовость, сопровождавшаяся розеточностью листьев из-за сильного укорочения междоузлий; появление дополнительных листьев; асимметрия пластинки листа, ее рассеченность, сужение и образование нитевидных листьев (имевших одну среднюю жилку без мезофилла); бугорчатость или гофрированность листовой пластинки: изменение жилкования и утолщение жилок; срастание листьев и нарушение обычного листорасположения (появление мутовок из трех или четырех листьев) (рис. 5). Отмечено также веретеновидное вздутие корней.

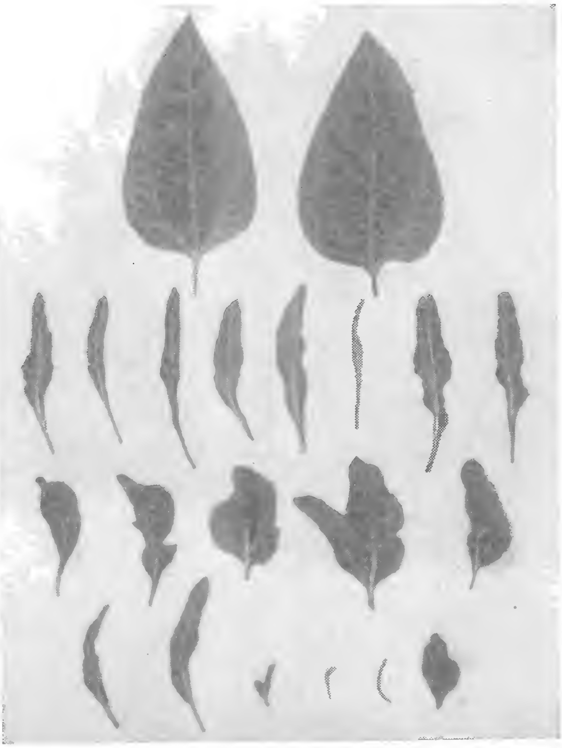


Рис. 5. Изменение формы листьев у растений подсолнечника, выращенных из семян, обработанных ГМК.

Нижние ряды — асимметричные и рассеченные листья; *верхний ряд* — нормальные листья.

Хотя морфологические изменения встречались часто, но их было меньше, чем при обработке 2.4-Д. Многие изменения были сходными с теми, которые встречались в опыте с 2.4-Д, однако некоторые аномалии, характерные для последнего, не встречались или встречались редко. К ним относятся следующие изменения: срастание листьев черешками, появление асцидий и добавочных листьев, когтевидный рахис, искривление побега. Чаще, чем при обработке 2.4-Д, встречались суженные и нитевидные листья.

Результаты изучения влияния ГМК на активность рибонуклеазы приводятся в табл. 2. И в этом опыте для сравнения был вариант с исключением бора.

ТАБЛИЦА 1

Влияние предпосевной обработки семян 2.4-Д и исключения бора на активность рибонуклеазы в листьях и корнях подсолнечника (в единицах активности на мг белка)

Номер опыта	Питательная смесь Кнопа		
	+B (контроль)	+B + + 2.4-Д	−B
Листья			
1	229	338	400
2	210	318	—
3	270	448	571
4	242	394	525
5	281	482	475
Корни			
1	101	132	178
2	115	185	—
3	127	174	204
4	104	147	159
5	105	166	183

ТАБЛИЦА 2

Влияние предпосевной обработки семян раствором ГМК на активность рибонуклеазы в листьях и корнях подсолнечника (в единицах активности на мг белка)

Номер опыта	Питательная смесь Кнопа		
	+B (контроль)	+B + + ГМК	−B
Листья			
1	242	447	525
2	299	410	458
3	252	415	601
Корни			
1	104	140	159
2	125	178	211
3	100	139	192

Данные, приведенные в табл. 2, показывают, что под влиянием ГМК, так же как и при борной недостаточности, активность рибонуклеазы в листьях и корнях резко повышается. Так же как и в опыте с 2.4-Д, активность фермента выше при отсутствии бора.

Опыты с ИУК

Семена подсолнечника намачивались в растворах ИУК высокой концентрации — 10^{-3} и $2 \cdot 10^{-3}$ М в течение 18 часов, а затем после отмывки проращивались на дистиллированной воде. При перенесении растений на раствор Кнопа ИУК вносилась, кроме того, в раствор Кнопа в концентрациях 10^{-5} и $2 \cdot 10^{-5}$ М.

Как и в опытах с 2.4-Д и ГМК, вскоре после пересадки на питательный раствор у растений, получавших ИУК, начали появляться морфологические изменения.

Оказалось, что высокие концентрации ИУК наряду с угнетением роста вызывают следующие морфологические изменения у подсолнечника: закручивание семядолей на ранних фазах развития, укорочение междоузлий, срастание листьев черешками и листовых пластинок, нарушение листорасположения (мутовчатость и переход от супротивного листорасположения к очередному); появление ассимметрии, рассеченности, гофрированности и ковшеобразных листовых пластинок; изменение жилкования, утолщение главной жилки листа (рис. 6).

Активность рибонуклеазы значительно повышалась под влиянием ИУК (табл. 3). При более высокой концентрации ИУК активность рибонуклеазы была несколько выше.

Приведенные в табл. 1—3 данные показывают, что исследованные стимуляторы роста и гербициды в высоких концентрациях, вызывающих подавление роста и морфологическую изменчивость, обусловливают значительное повышение активности рибонуклеазы. Мы уже указывали, что такое же явление наблюдается под влиянием ряда других факторов, вызывающих морфологическую изменчивость. Таким образом, морфологи-

ТАБЛИЦА 3

Влияние ИУК на активность рибонуклеазы в листьях и корнях подсолнечника (в единицах активности на мг белка)

Номер опыта	Питательная смесь Кнопа + В			Номер опыта	Питательная смесь Кнопа + В		
	контроль (без ИУК)	10^{-3} М ИУК	$2 \cdot 10^{-3}$ М ИУК		контроль (без ИУК)	10^{-3} М ИУК	$2 \cdot 10^{-3}$ М ИУК
Листья				Корни			
1	451	550	—	1	170	219	—
2	356	399	432	2	120	175	188
3	398	480	514	3	145	188	197
4	417	515	545	4	159	209	225
5	359	427	447	5	175	208	220

ческая изменчивость коррелирует со значительным повышением активности рибонуклеазы.

В литературе имеются указания (Shannon и др., 1964; Кобыльский и Полевой, 1969), что усиление роста под влиянием невысоких доз 2.4-Д и ИУК тоже может быть связано с увеличением активности рибонуклеазы; но это повышение активности значительно меньше, чем в случаях, когда наблюдаются подавление роста и морфологические изменения. Кроме того, следует иметь в виду, что морфологические изменения могут наблюдаться и при использовании невысоких доз стимуляторов роста.

Мы уже упоминали о гипотезе М. Я. Школьника, согласно которой высокоактивная рибонуклеаза может вызывать морфологические изменения благодаря нарушению специфических белковых синтезов. В связи с этим представляют интерес данные о сходстве морфологических изменений под влиянием борной недостаточности (Quillon, 1966) и высоких доз 2.4-Д (Ракитин, 1947; Ракитин и Крылов, 1947; Dykyi-Sajfertova, 1953, и др.) с формативными нарушениями, вызываемыми вирусами. Как известно, в зараженной вирусами клетке прекращается синтез собственных нуклеиновых кислот и белков, и все происходящие в ней процессы переключаются на синтез специфических вирусных белков и нуклеиновых кислот. В работе Куйона (Quillon, 1966) описываются многочисленные морфологические изменения у плодовых растений, вызванные борной недостаточностью, сходные с изменениями, обусловленными вирусными заболеваниями.

В упомянутой работе Дикой-Сайфертовой (1953) сообщается, что формативные изменения листьев табака и томатов, возникающие при опрыскивании молодых растений раствором 2.4-Д высокой концентрации, отчасти передавались здоровому растению путем трансплантации или инъекции сока поврежденного растения. Экспериментально полученные морфологические изменения, напоминающие изменения при вирусных заболеваниях, рассматриваются авторами как следствие повреждения комплекса ферментов, катализирующих полимеризацию структурных белков протоплазмы и ядра, и нарушения в связи с этим деления клеток в конусах нарастания. Сходство обнаруженных формативных и биохимических сдвигов под влиянием стимуляторов роста с соответствующими симптомами вирусных заболеваний подтверждает, по мнению авторов, гипотезу о возможном спонтанном патологическом синтезе белка, подобного вирусному, вследствие повреждения ферментов под влиянием неблагоприятных внешних факторов.

Суммируя приведенные в литературе и наши данные, мы приходим к заключению, что наблюдаемые под влиянием высоких доз стимуляторов роста и гербицидов, как и при воздействии других внешних факторов, тератологические изменения являются результатом нарушения деления клеток, которое вызывается целым рядом причин: деградацией ядрышек, ответственных за переход клетки к делению; нарушением биосинтеза ДНК и изменением ее состояния; нарушением тонкой структуры хроматина, нарушением специфических белковых синтезов, в том числе и синтеза ферментов, катализирующих полимеризацию структурных белков протоплазмы и ядра. Формативные изменения могут быть также результатом нарушения связи комплекса ДНК-гистон, что должно вести к утрате клеткой способности контролировать генетический аппарат. Такого рода изменения, возможно, происходят в том случае, когда тератологические изменения носят наследственный характер.

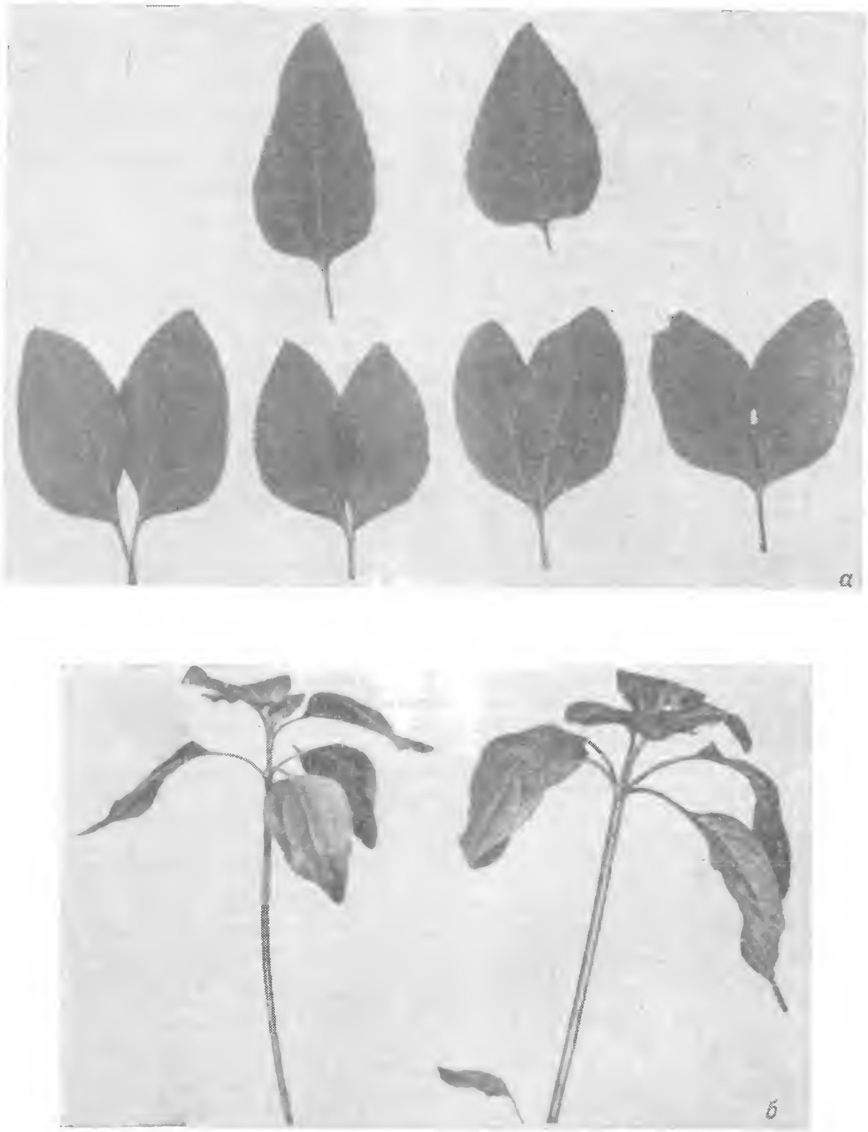


Рис. 6. Изменение формы листьев и листорасположения у растений подсолнечника, выращенных из семян, обработанных ИУК.

а — листья, сросшиеся черешками и листовыми пластинками (*вверху* — нормальные листья); *б* — мутовчатое листорасположение (*слева* — мутовка из 3 листьев, *справа* — из 4 листьев).

ЛИТЕРАТУРА

Авилова Л. Д. (1966). Динамика нуклеиновых кислот в клетках корешков кукурузы и ячменя при засолении. III научн. конф. по нуклеин. кислотам (тезисы докладов), Уфа. — Алабушев В. А. (1961). Асцидиальные образования у сорных растений под влиянием гербицида 2.4-Д. Научн. докл. высш. школы. Биолог. науки, 1. — Ахметов Р. Р. (1969). Влияние различных факторов на тонкую структуру хроматина клеточного ядра растений. II Всес. биохим. съезд, 11 секция. — Ванин С. И., Д. В. Соколов. (1949). О формативном действии гетероауксина и некоторых органических кислот на листья древесных пород. Тр. Лесотехн. акад. им. С. М. Кирова, 67. — Верзилов В. Ф. и А. С. Каспарян. (1968). Действие гиббереллина на декоративные растения. — Волынец А. П., А. Ф. Гуз. (1968). Влияние гербицидов на морфогенез и продуктивность сортов льна-долгунца. Изв. АН БССР, сер. биолог., 4. — Данилова М. Ф. (1961). О природе фасциации у растений. Бот. журн., 46, 10. — Дункель Э. Э., Н. А. Козлова, В. Т. Киеце. (1954). О действии малеингидразида на развитие растений. Изв. АН ЛатвССР, 9. — Елсакова Т. Н. (1964). Влияние физиологически активных веществ на нуклеиновый обмен растений. В сб.: Биология нуклеинового обмена у растений. — Елсакова Т. Н. и М. Ф. Милицкая. (1966). Влияние физиологически активных веществ на свойства и структуру хроматина клеточного ядра. III научн. конф. по нуклеин. кислотам растений (тезисы докладов), Уфа. — Жданова Л. А. (1959). Влияние обработки гетероауксином и длины дня на обмен веществ растений разных фотопериодических групп. В сб.: Ростовые вещества и их роль в процессах роста и развития растений (Матер. коллокв. молод. физиологов раст.). — Ивановская Т. Л. (1950). Действие 2.4-дихлорфеноксиуксусной кислоты на томаты. Тр. Инст. генет. АН СССР, 17. — Кобыльский Г. И., В. В. Полевой. (1969). Влияние ауксина на активность рибонуклеазы в отрезках колеоптилей кукурузы. Физиолог. раст., 16, 1. — Козлова Н. А. (1962). Влияние биологически активных веществ на морфогенез растений. Тр. БИН АН СССР, сер. VII, 5. — Козо-Полянский Б. М. (1936). О природе цветка *Angiospermae*. Тр. Воронежск. гос. унив., 9, 1. — Конарев В. Г., Т. Н. Елсакова. (1965). Влияние некоторых физиологически активных веществ на нуклеиновые кислоты и клеточные структуры растений. В сб.: Регуляторы роста растений и нуклеиновый обмен. — Константинова И. В., Б. Б. Фукс. (1969). Исследование механизма стимуляции биосинтеза антител рибонуклеазой. II Всес. биохим. съезд. Тезисы секц. сообщ., 3 секция. — Кренке Н. П. (1933—1935). Соматические показатели и факторы формообразования. Феногенотическая изменчивость. — Лихолат Т. В. (1964). Некоторые морфологические и физиологические изменения, происходящие в растениях под влиянием 2.4-Д. Бюлл. Гл. бот. сада, 54. — Лобов Д. П., В. К. Яворская и Ф. Л. Калинин. (1969). Торможение митотической активности и хромосомные аберрации в корешках *Pisum sativum* при действии гидразида малеиновой кислоты. Цитолог. и генет., 3, 3. — Мадейките Е. (1969). Влияние некоторых регулирующих рост веществ на содержание и состояние РНК в связи с ростовыми реакциями растений. В сб.: Стимуляторы роста растений (Матер. конф. прибалт. республик по вопросам стимулир. растений, животных и микроорганизмов). — Милицкая М. Ф. (1969). Влияние физиологически активных веществ на химический состав и структурное состояние хроматина клеточных ядер проростков гороха. Автореф. диссерт. — Неупокоева Н. К. (1968). О характере действия гидразида малеиновой кислоты на древесные растения живой изгороди. Бюлл. Гл. бот. сада, 68. — Поволоцкая К. Л. (1961). О механизме действия гидразида малеиновой кислоты в растениях. Изв. АН СССР, сер. биолог., 2. — Попов Б. А., В. В. Кабанов, Б. П. Строгонов. (1966). Электронномикроскопические исследования изменений субклеточных структур растений, связанных с нуклеиновым обменом, в условиях хлоридного засоления. III научн. конф. по нуклеин. кислотам растений (тезисы докладов), Уфа.— Простакова Т. В. (1968). Изучение действия рибонуклеазы на синтез РНК в гигантских хромосомах хирономуса. Цитология, 10, 2. — Ракитин Ю. В. (1947). Применение ростовых веществ в растениеводстве. — Ракитин Ю. В. и А. В. Крылов. (1947). Применение ростовых веществ на культуре томатов. — Ракитин Ю. В., К. Е. Овчаров, Е. К. Низовская. (1948). Формативные изменения у хлопчатника под влиянием 2.4-дихлорфеноксиуксусной кислоты. ДАН СССР, 50, 6. — Ракитин Ю. В., Б. Д. Стрельникова. (1970). Влияние ГМК-Na на содержание общего азота, белков и нуклеиновых кислот в клубнях картофеля. Физиолог. раст., 17, 1. — Саидова С. А., Р. Х. Турецкая. (1969). Взаимодействие ингибиторов роста с фитогормонами. II Всес. биохим. съезд, тезисы секц. сообщ., 11 секция. — Сарнацкая В. В. (1962). Характер действия активаторов роста на помидоры в зависимости от условий питания. Научн. тр. Укр. инст. физиолог. раст., 23. — Селицкая И. В. (1968). Действие гидразида малеиновой кислоты на репродуктивное развитие периллы масличной. С.-х. биология, 3, 1. — Сердюк Л. С., М. Ф. Милицкая, И. А. Козырева. (1969). Влияние физиологически активных веществ на структурное состояние нуклеиновых кислот в изолированном хроматине. II Всес. биохим. съезд. Тезисы секц. сообщ., 11 секция. — Снегирев Д. П. (1959). Влияние ростовых веществ на процесс образования формы цветка. Тр. Гос. Никитск. бот. сада, 29. — Соловьев В. А. (1960). Об индивидуальной солеустойчивости и формообразовательных процессах у томатов. Физиолог. раст., 7, 2. — Строгонов Б. П., В. В. Кабанов и Н. М. Ракова. (1970). Особенности белково-нуклеинового обмена при формативных изменениях растений в условиях засоления. Физиолог. раст., 17, 2. — Федоров Ал. А., М. Я. Школьник, Н. П. Васильев и Ю. С. Смирнов. (1969). О влиянии избытка азота на появление морфологических изменений у декоративных растений и возможных причинах этого явления. Бот. журн., 54, 12. — Холодный Н. Г., П. Д. Ярошенко, А. Л. Тахтаджян. (1944). К экспериментальной морфологии и тератологии леса. Бот. журн., 29, 4. — Школьник М. Я. (1966). Морфологическая изменчивость, нуклеиновые кислоты и белковый синтез. Бот. журн., 51, 12. — Школьник М. Я. и А. Н. Маевская. (1960). Морфологическая изменчивость растений под влиянием борной недостаточности. Бот. журн., 45, 6. — Школьник М. Я. и Ю. С. Смирнов. (1970а). О причинах сходного действия на морфологическую изменчивость растений борной недостаточности и 8-азагуанина. В сб.: Физиологическая роль микроэлементов у растений. — Школьник М. Я. и Ю. С. Смирнов. (1970б). О возможных причинах серпентиноморфозов и морфологических изменений, вызванных высокими концентрациями бора. Бот. журн., 55, 12. — Щербаков В. К., Э. Л. Иофа и Р. А. Шавельзон. (1965). Митотическая активность, мутабильность клеток и рост корешков. Цитология, 7, 1. — Яковлев М. С. и Д. П. Снегирев. (1954). Влияние ростовых веществ на образование многозародышевых зерновок у пшеницы. Бот. журн., 39, 2. — Anfinsen C. B., R. R. Redfield, W. L. Choate, J. Page a. W. R. Carrol. (1954). Preparation and properties of Spinach ribonuclease. Journ. Biol. Chem., 207. — Astie M. (1956a). Formation spontanée et expérimentale de staminodes chez *Saponaria officinalis* L. C. R. Acad. Sci., 242, 10. — Astie M. (1956б). Sur quelques caractères tératologiques obtenus expérimentalement chez la fleur de *Saponaria officinalis* L. C. R. Acad. Sci., 242, 3. — Astie M. (1957a). Obtention expérimentale des fleurs pléimomêres chez *Saponaria officinalis* L. par. action de l'acide 2.4-dichlorphénoxyacétique. C. R. Acad. Sci., 245, 26. — Astie M. (1957б). Induction expérimentale de piéces surnuméraires et de caracteres «d'inflorescences» chez *Saponaria officinalis* L. C. R. Acad. Sci., 244, 7. — Astie M. (1960). Morphoses tératologiques induites experimentalement chez *Zerbina pendula* (*Tradescantia zerbina*) sous l'influence de l'acide 2.4-dichlorophénoxyacétique. Bull. Soc. Bot. France, 107, 3. — Aymard M. (1960). Coalescenses florales chez *Anagallis arvensis* L. traité a l'acide 2.4-dichlorophénoxyacétique. Bull. Soc. Bot. France, 107, 1—2. — Beal J. M. (1945). Histological reaction of bean plants to certain of the substituted phenoxycompounds. Bot. Gaz., 107, 2. — Carlson J. (1954). Cytohistological responses of plant meristems to maleic hydrazide. Iowa State Col. Journ. Sci., 29, 1. — Chouard P. (1952). Morphogenese, teratogenese et evolution. L'Anneé Biologique, 3, 28. — Compton W. (1952). The effects of maleic hydrazid on growth and cell division in *Pisum sativum.* Torrey Bot. Club Bul., 79, 3. — Darlington C. D. a. J. McLeish. (1951). Action of maleic hydrazide on the cell. Nature, 167, 4245. — Devson G. a. A. Rollen. (1951). The antimitotic action of maleic hydrazide. C. R. Acad. Sci. 233, 9. — Dodge J. D. (1964). Some effects of maleic hydrazide and other mutagens on the nucleus of a Dinoflagellate. Protoplasma, 58, 2. — Dykyi-Sajfertova D. (1953). Umele vybavené rostlinné abnormity a jejich pribuznost s virosami. Preslia, 25, 2. — Esau K. (1957). Anatomic effects of barley yellow dwarf virus and maleic hydrazide on certain *Gramineae.* Hilgardia, 27, 1. — Felsenfeld G., G. Sandeen a P. H. Hippel. (1963). The destabilizing effect of ribonuclease of the helical DNA structure. Proc. Nat. Acad. Sci., USA, 50, 4. — Firket H., S. Chevremont-Comhaire a. M. Chevremont. (1955). Action of ribonuclease on living cells in vitro and synthesis of deoxyribonucleic acid. Nature, 176, 4492. — Gavandan P., G. Debroux. (1955). Revelation par l'acide 2.4-dichlorphénoxyacétique chez *Lilium candidum* L., d'un caractére morphologique latent commun d'antres espèces du genre *Lilium* ainsi qu'a divers genres de Liliacées et diverses familles de monocotyledons. C. R. Acad. Sci., 241, 2. — Gifford E. (1956). Some anatomical and cytological responses of barley to maleic hydrazide. Amer. Journ. Bot., 43, 1. — Greulach V. A. (1955). Pyrimidines as antagonists of maleic hydrazide. Journ. Elicha Michell Sci. Soc., 71, 2. — Greulach V. A. a. E. Athison. (1953). Ingibition of mitosis in bean buds by maleic hydrazide. Bot. Gaz., 114, 4. — Grossin F. (1957). Induction expérimentale d'inflorescences tératologiques chez le *Dipsacus silvestris* Mill. C. R. Acad. Sci., 244, 15. — Hallier H. (1905). Provisional scheme of the natural (phylogenetic) system of flowering plants. New Phytol., 7. — Harada H. (1969). Some interactions between morphactin and growth substances. Vortr. Gesamtgeb. Bot., 3. — Hieke K. (1961). Teratologické ucinky malein-hydrazidu an prvosenky *Primula obconica* Hance a popelku *Cineraria hybrida* hort. Liva. 9, 3. — Hoagland H. R., F. C. Elliott, L. W. Rasmussen. (1953). Some histological and morphological effects of maleic hydrazide on a spring wheat. Agronom. Journ., 45, 10. — Holly K. (1954). Morphological effects on plants due to damage by growthregulator weedkillers. Plant Pathol., 3, 1. — Jenner R. (1959). The action of ribonuclease on sensitive and noninduced lysogenic cells of *Bacillus megaterium.* Biochim. et biophys. acta, 32, 1. — Jurand A., J. Gibson a. G. H. Beale. (1962). The action of PNA-se on living Paramecia. Exp. Cell. Res., 26. — Kaufman B. P., N. K. Das. (1954). Production of mitotic abnormalities by ribonuclease. Proc. Nat. Acad. Sci., 40, 11. — Kulpa W. (1961). Teratogenny wplyw kwasu 2.4-dwuchlorofenokcyoctowego na owoce *Polygonum nodosum* Pers., *Anthemis arvensis* L. i *Tripleurospermum inodorum* (L.) Sch. Bip. Roczn. Nauk roln., A 84, 3. — Laibach F. u. G. Mai. (1936). Ueber die künstliche Erzeugung von Bildungsabweichungen bei Pflanzen. Arch. Entwickel. Organismen, 134. — Linser H., W. Frohner, R. Kirschner. (1955). Veränderungen von Blattmorphologie und Blattfolge bei *Erodium cicutarium* unter dem Einfluß von Phenoxyessigsäurederivativen. Ber. Deusch. bot. Ges., 68, 1. — Mathon C.-C. (1957). Tératogenèse experimentale (quartrième note). 1. Bull. Soc. Bot. France, 104, 7—8. — McLeish J. (1954). The consequences of localised chromosome breakage. Heredity, 8, 3. — McManus M. A. (1960). Certain

mitotic effects of kinetin, gibberellic acid, indoleacetic acid and maleic hydrazide on the root of *Allium cepa.* Nature, 185, 4705. — Mericle L., A. Eunus a. R. Mericle. (1955). Effects of maleic hydrazide on embryologic development. I. *Avena sativa.* Bot. Gaz., 117, 2. — Nicholas D. (1967). Liver ribosomal ribonucleic acid structural studies. Characterization of fragments from partial nuclease digestion. Biochemistry, 6, 11. — Penzig O. (1921—1922). Pflanzen-Teratologie, 1—3. — Rehm S. (1969). Beeinflussung der Wuchsform von *Cyperus rotundus* durch morphaktine. Vortr. Gesamgeb. Bot., 3. — Roychoundhury R., S. P. Sen. (1964). Studies on the mechanism of auxin regulation of nucleic acid metabolism in pea internodes and coconut milk nuclei. Physiol. Plant., 17, 2. — Quillon P.-J. (1966). Les incidences du bóre sur l'etat sanitaire des vergers. 97 congr. Soc. Pomolog. France, Bourges. — Shannon J. C., J. B. Hanson, C. M. Wilson. (1964). Ribonuclease levels in the mesocotyl tissue of *Zea mays* as a function of 2.4-dichlorophénoxyacétic acid application. Plant Physiol., 39, 5. — Swanson C. P. (1946). Histological responses of the kidney bean sprays of 2.4-dichlorphénoxyacétic acid. Bot. Gaz., 107, 4. — Van-Steveninck R. F. M. (1956). The occurence of funnel leaflets and ring fasciations in yellow lupins. Ann. Bot., 20, 79. — Vieth J. (1959). Observations sur la tératogenèse de *Scabiosa prolifera* provoquee par l'acide indol-acetique. I. C. R., 84 congr. Soc. Savantes, Paris et depts. Séc. Sci. Dijon. — Watson B. P. (1948). Anatomical study of bean leaves as result of treatment with 2.4-D. Amer. Journ. Bot., 35, 5.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 13 VII 1970).

SUMMARY

The article comprises a survey of literature on the teratic abnormalities in plants induced by high concentrations of growth stimulators and herbicides, such as 2,4-D, G. M. A., I. A. A. and others and also on the concomitant disturbances of the cell division, nucleic metabolism, fine structure of the chromatin and of the state of the DNA contained therein.

In the experiments carried out with the sunflower it was shown, that the treatment of seeds with the abovementioned three compounds at high doses led to the appearance of various teratic changes, the greatest diversity of which having been observed after the 2,4-D treatment. In plants changed morphologically a considerable activation of ribonuclease was observed. The activation of this enzyme might be one of the possible causes of the disturbances of mitoses in vegetative cones resulting in the appearance of teratic changes.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК (018).003.3 : 511.1 : 58 : 581.526.45

В. Ф. Лобанова

СРАВНЕНИЕ НЕКОТОРЫХ МЕТОДОВ УЧЕТА ОБИЛИЯ И ВСТРЕЧАЕМОСТИ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В ЛУГОВЫХ СООБЩЕСТВАХ

С 1 рисунком

V. F. LOBANOVA. A COMPARISON OF CERTAIN METHODS OF ESTIMATING THE ABUNDANCE AND THE FREQUENCY OF PLANT SPECIES IN MEADOW COMMUNITIES

В статье приводятся результаты сравнения различных методов оценки участия видов в строении 10 луговых ценозов разных формаций. Сравниваются глазомерный метод определения обилия видов по Друде и количественные методы (встречаемость на площадках Раункиера и Де Фриза, порядок доминирования и весовое участие). Определены коэффициенты корреляции и корреляционные отношения между оценками, полученными разными методами. Выявлена положительная корреляционная взаимосвязь между глазомерной оценкой обилия видов и количественными оценками.

Одной из важнейших задач в изучении фитоценозов является выявление фитоценотической роли вида в их строении. Внешним проявлением этой роли является степень участия вида в сложении сообщества, выражающаяся в его обилии, весовом доминировании, характере распределения по площади фитоценоза.

Участие вида в строении сообщества определяется различными методами. В нашей работе обилие оценивалось глазомерно по шкале Друде и количественно по весовому участию. Кроме того, использовались методы Раункиера и де Фриза.

Обилие по Друде мы понимаем, как В. Н. Сукачев (1931 : 147—148), который считал, что шкала Друде должна учитывать роль растения в фитоценозе не только по числу особей или побегов, но и по их проективному покрытию. Обилие по Друде нами оценивалось по восьмибалльной шкале (soc., cop.$_3$, cop.$_2$, cop.$_1$, sp.$_3$, sp.$_2$, sp.$_1$, sol.).

Де Фриз большое внимание уделяет определению весового соотношения компонентов и встречаемости. Он использовал небольшие площадки по 23 см^2 и 100 см^2 в 100- или в 160-кратной повторности, на которых определялись встречаемость и порядок доминирования, а затем травостой срезался в общий укос (Vries, 1937а, б, 1938, 1948, 1949, 1959, — цит. по: Работнов, 1962; Макаревич, 1966).

В своей работе мы использовали площадки Де Фриза по 100 см^2, которые закладывали в 100-кратной повторности через 1 м, расположенные равномерно на участке 10×10 м. На них определяли встречаемость, а затем травостой срезали для определения весового участия видов. Весовое участие показывает долю вида в накоплении сообществом органической массы, в данном случае ее надземной частью. В известной мере эта величина является основным показателем значения вида, его средообразующей роли и участия в обмене вещества и энергии, что является характерным качеством фитоценоза (Понятовская и Сырокомская, 1960).

На круглых площадках Раункиера по 0.1 м^2, которые закладывались случайно в 50-кратной повторности (Ильинский, 1915, 1925; Raunkiaer, 1918; Алехин, 1925; Поплавская, 1929; Браун, 1957; Понятовская, 1958), определяли встречаемость, обилие по числу побегов, массу (глазомерная оценка) и порядок доминирования. Для определения числа побегов подсчитывалось количество отдельно стоящих побегов всех видов растений на каждой площадке. Применялись следующие градации: 1 — один-два побега на площадке; 2 — от двух до шести; 3 — семь и более побегов (Макаревич, 1964). Учет количества побегов дает нам дополнительные сведения о распределении растений в ценозе.

Порядок доминирования определялся на площадках Раункиера, так как на площадках Де Фриза, имеющих в 10 раз меньшую площадь, обычно встречалось только по 3—5 видов. Поэтому часто даже один побег какого-либо вида нужно было бы относить ко второму или третьему порядку доминирования, что привело бы к завышению результатов. Определение порядков доминирования проводилось несколько иначе, чем предлагал Де Фриз. К 1-му порядку доминирования на площадке нами относились виды, имеющие глазомерную оценку по массе более 50%, ко 2-му — от 21 до 50%, к 3-му — от 10 до 20%. Такой подход дает возможность получения более сравнимых данных. Порядок доминирования (D_t) Де Фриз вычислял по формуле

$$D_t = \frac{DF \cdot 100}{PF},$$

где DF — частота доминирования, а PF — частота встречаемости данного вида. В соответствии с предложением В. Н. Макаревич (1966), мы высчитывали порядок доминирования от общего числа площадок, так как, если учитывать порядок доминирования исходя из частоты встречаемости, получаются завышенные данные.

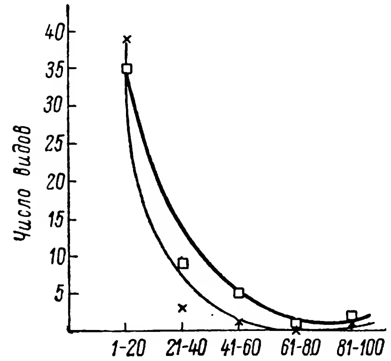
Для сравнения результатов, полученных перечисленными выше методами, были определены коэффициенты корреляции (r) и корреляционные отношения (η). Они вычислялись по общеизвестным формулам (Рокицкий, 1961; Леонтьев, 1966). Кроме того, высчитывалась разница между корреляционным отношением и коэффициентом корреляции, показывающая степень криволинейной зависимости с помощью критерия $t_{\eta-r} = \frac{\eta^2 - r^2}{m_k}$. При $t_{\eta-r} > 2$ зависимость имеет криволинейный характер (Василевич, 1969 : 78).

ТАБЛИЦА 1

Степень взаимосвязи между данными, полученными различными методами учета обилия и встречаемости видов растений в ассоциации тонкополевичник разнотравный

Сравниваемые методы и показатели	Число видов	r	$P_в$ (в %)	η	$t_{\eta-r}$
Обилие по Друде—весовое участие	58	0.83	>99	0.88	1.18
Встречаемость *R*—весовое участие	48	0.71	>99	0.73	0.70
Встречаемость *Ф*—весовое участие	44	0.80	>99	0.94	1.42
Встречаемость *Ф*—встречаемость *R*	48	0.81	>99	0.92	1.29
Обилие по Друде—встречаемость *R*	58	0.70	>99	0.79	0.94
Обилие по Друде—встречаемость *Ф*	58	0.78	>99	0.89	1.05

Результаты сравнения методов показываются на примере одного из сообществ ассоциации тонкополевичника разнотравного (Agrostetum tenuisi herbosum) залежного происхождения, описанного в Олонецком районе Карельской АССР. Травостой сообщества характеризуется пятнисто-диффузным сложением. В его составе насчитывается 58 видов. Доминант — *Agrostis tenuis* Sibth.[1] имеет обилие по Друде cop.$_2$, встречаемость на площадках Раункиера 100%, весовое участие 54.5%. На всех площадках Раункиера *A. tenuis* представлена значительным количеством побегов (более 7). Порядок доминирования также указывает на большую фитоценотическую роль *A. tenuis*. На 50% площадок *A. tenuis* имела 1-й порядок доминирования, на 36% — 2-й и на 8% — 3-й. Следовательно, все методы дали близкие результаты, показывающие значительную фитоценотическую роль *A. tenuis* в данном сообществе. Аналогичные данные по обилию и распространению получены для *Hypericum maculatum* Crantz: обилие по Друде sp.$_3$, встречаемость на площадках Раункиера 60%, весовое участие 11.1%. На 32% площадок *H. maculatum* встречен в обилии более 7 побегов; на 10% площадок имеет 1-й, на 8% — 2-й и на 6% — 3-й порядок доминирования. Для малозаметных в травостое видов при определении обилия по Друде наблюдаются некоторые расхождения с количественными методами. Так, *Ranunculus acer* L., *Gnaphalium silvaticum* L., *Trifolium repens* L., *Leontodon autumnalis* L. получили глазомерную оценку sol. — sp.$_1$, в то же время встречаемость этих видов показывает более широкое распространение их в сообществе. *R. acer* имел встречаемость 70%, *G. silvaticum* — 54%, *T. repens* — 46%, *L. autumnalis* — 32%.



Кривые встречаемости видов в тонкополевичнике разнотравном.

Тонкая линия — встречаемость на площадках Де Фриза: *утолщенная* — встречаемость на площадках Раункиера.

Для остальных 46 видов оценка обилия по Друде не давала значительных расхождений с другими методами. Коэффициент корреляции и корреляционное отношение (табл. 1) также показывают тесную взаимосвязь между обилием по Друде и данными количественных методов учета — весовым участием и встречаемостью на площадках Раункиера (*R*) и Де Фриза (*Ф*). Причем связь между обилием по Друде и весовым участием имеет довольно высокую корреляцию ($r = 0.83$; $\eta = 0.88$; вероятность достоверности более 99%).

Таким образом, результаты, полученные методом глазомерного учета обилия видов по Друде, в основном совпадают с данными количественных методов. Поэтому глазомерный метод, учитывая его небольшую трудоемкость и небольшие затраты времени, вполне пригоден при маршрутных геоботанических исследованиях для выявления в основных чертах строения ценоза. По нашему мнению, при описании ценозов необходимо увеличивать балл обилия на единицу по сравнению с кажущимся (при глазомерной оценке) для малозаметных в поле видов либо учитывать это в процессе камеральной обработки материала. Этот вывод вполне согласуется с таким же заключением В. М. Понятовской и И. В. Сырокомской (1960). Однако в отличие от метода Друде количественные методы дают гораздо более дифференцированное представление о степени участия видов в травостое.

Весовое участие и встречаемость хорошо согласуются с доминированием 1-го и 2-го порядков. Виды, имеющие 1-й и 2-й порядки доминирования, характеризуются высокой встречаемостью (более 50%) и значительным весовым участием (более 10%).

---

[1] Названия растений даны по «Определителю высших растений Карелии» (Раменская, 1960).

ТАБЛИЦА 2

Степень взаимосвязи между данными, полученными различными методами учета обилия и встречаемости видов растений в некоторых луговых ассоциациях Олонецкого района Карельской АССР

Ассоциация	Количество видов (n)	Критические величины r при $P_B = 0.95\%$	Коэффициент корреляции						Корреляционное отношение					
			1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6
Душистоколосковник разнотравный	45	0.28	0.86	0.69	0.94	0.81	0.79	0.81	0.90	0.82	0.94	0.97	0.87	0.85
Тимофеечник тонкополевицевый	27	0.35	—	0.92	0.97	0.94	—	—	—	0.91	0.99	0.99	—	—
Белоусник разнотравный	59	0.25	0.81	0.41	0.76	0.84	0.75	0.81	0.83	0.57	0.84	0.95	0.82	0.89
Щучник тимофеечный	24	0.40	—	0.70	0.81	0.89	—	—	—	0.68	0.88	0.99	—	—
Щучник почти чистый	22	0.41	0.86	0.58	0.85	0.89	0.78	0.80	0.87	0.92	0.99	0.97	0.94	0.82
Черноосочник сабельниковый	12	0.54	0.84	0.54	0.76	0.79	0.82	0.84	0.99	0.63	1.0	0.96	0.88	0.85
Незамечаемовейничник сабельниковый	15	0.48	0.94	0.81	0.96	0.97	0.91	0.96	1.0	0.78	1.0	0.93	0.97	0.99
Носатоосочник сабельниковый	22	0.41	0.63	0.63	0.90	0.64	0.86	0.85	0.77	0.56	0.92	0.85	0.95	0.87
Канареечник ланцетновейниковый	13	0.53	0.75	0.71	0.90	0.93	0.96	0.96	0.99	1.0	1.0	0.96	0.99	0.95
Среднее			0.81	0.67	0.86	0.85	0.82	0.85	0.90	0.76	0.95	0.95	0.90	0.89
Среднее квадратическое отклонение (±)			0.09	0.16	0.08	0.08	0.08	0.08	0.08	0.15	0.06	0.04	0.07	0.06

Примечание. Сравниваемые методы и показатели: 1 — обилие по Друде—весовое участие, 2 — встречаемость *R*—весовое участие, 3 — встречаемость *Ф*—весовое участие, 4 — встречаемость *Ф*—встречаемость *R*, 5 — обилие по Друде—встречаемость *R*, 6 — обилие по Друде—встречаемость *Ф*. В среднее включено также сообщество тонкополевичник разнотравный.

Сравнение абсолютных величин встречаемости на площадках Раункиера и Де Фриза показало их заметное различие. У всех видов, за исключением доминанта — *Agrostis tenuis*, встречаемость на площадках Раункиера в несколько раз выше, чем на площадках Де Фриза. Общее число видов на площадках Раункиера 52, на площадках Де Фриза — 44. Кривые распределения видов по классам встречаемости также различны. Как видно на графике (см. рисунок), количество видов 5-го класса, имеющих встречаемость от 1 до 20%, на площадках обоих типов очень близкое (35 и 39 видов); в последующих классах наблюдаются расхождения. Эти различия зависят от размеров учетных площадок, так как чем меньше площадка, тем меньше вероятность присутствия вида (Раменский, 1937; Браун, 1957).

В то же время коэффициент корреляции и корреляционное отношение между встречаемостью на площадках Де Фриза и Раункиера очень высокие ($r=0.80$; $\eta=0.94$), что говорит о тесной связи между ними. Вероятно, это обусловлено тем, что число видов с низкой и высокой встречаемостью на площадках обоих типов близкое, что и определило высокие показатели коэффициента корреляции и корреляционного отношения.

С целью проверки полученных выводов аналогичная работа была проведена еще в 9 луговых сообществах разных формаций, описанных также в Олонецком районе. Как видно из табл. 2, сравниваемые методы имеют тесные положительные корреляционные связи. Вычисления разницы между корреляционным отношением и коэффициентом корреляции

($t_{\eta-r}$) показали, что она не существенна, а следовательно, связи прямолинейны. Лишь в щучнике почти чистом при сопоставлении встречаемости на площадках Раункиера и весового участия $t_{\eta-r}=2.10$, т. е. разница оказалась существенной, а связь криволинейной. Вероятность достоверности, как видно из критических величин r, приведенных в табл. 2, почти везде значительно выше 95%.

Наиболее высокие значения r и η (средние для всех 10 ценозов) между встречаемостью на площадках Де Фриза и весовым участием. Очевидно, это связано с тем, что пробный укос отбирался с площадок Де Фриза. Наименьшие значения r и η между встречаемостью на площадках Раункиера и весовым участием. Здесь же наблюдаются наибольшие колебания величин r и η, что видно из сравнения цифр среднего квадратического отклонения (табл. 2). Остальные средние r и η между данными, полученными сравниваемым методом, колеблются незначительно.

Таким образом, выводы, сделанные при изучении тонкополевичника разнотравного, вполне подтверждаются данными для других фитоценозов.

В заключение следует отметить, что глазомерный метод Друде в том виде, в каком его обычно применяют (Сукачев, 1931 : 147—148), при маршрутных исследованиях дает, хотя и более грубое по сравнению с количественными методами, но в общем верное представление об участии видов в сложении травостоя лугового растительного сообщества.

ЛИТЕРАТУРА

Алехин В. В. (1925). В сб.: В. В. Алехин, В. С. Доктуровский, А. Е. Жадовский и А. П. Ильинский. Методика геоботанических исследований. — Браун Д. (1957). Методика исследования и учета растительности. — Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — Ильинский А. П. (1915). Методы стационарных наблюдений при исследовании лугов. Матер. по изуч. кормов. площ., 12. — Ильинский А. П. (1925). Некоторые методы оценки обилия и встречаемости. В сб.: В. В. Алехин, В. С. Доктуровский, А. Е. Жадовский и А. П. Ильинский. Методика геоботанических исследований. — Леонтьев Н. Л. (1966). Техника статистических вычислений. — Макаревич В. Н. (1964). О применении метода Раункиера при изучении луговых сообществ. Бот. журн., 49, 1. — Макаревич В. Н. (1966). Голландские методы учета обилия видов по Де Фрису в сравнении с другими методами определения участия видов в луговых травостоях. Бот. журн., 51, 2. — Понятовская В. М. (1958). О методике изучения структуры растительных сообществ. Бот. журн., 44, 4. — Понятовская В. М. (1964). Учет обилия и особенности размещения видов в сообществах. В кн.: Полев. геобот., 3. — Понятовская В. М. и И. В. Сырокомская. (1960). Опыт сравнительной оценки участия вида в строении лугового сообщества. Тр. БИН АН СССР, сер. III, 12. — Поплавская Г. И. (1929). К методике заложения площадок Раункиера при изучении растительности. Журн. Русск. бот. общ., 14, 3. — Работнов Т. А. (1962). Методы и некоторые результаты изучения лугов в Голландии. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 67, 2. — Раменский Л. Г. (1937). Учет и описание растительности. — Рокицкий П. Ф. (1961). Основы вариационной статистики для биологов. — Сукачев В. Н. (1931). Руководство к исследованию типов лесов. — Raunkiaer (1918). Recherches statistique sur les formations vegetales.

Институт биологии
Карельского филиала
Академии наук СССР,
Петрозаводск.

(Получено 23 XII 1970).

СООБЩЕНИЯ

УДК 582 : 582.736

Г. П. Яковлев

К РЕВИЗИИ РОДА *ORMOSIA* JACKS. I. РОДЫ *RUDDIA* YAKOVL. И *FEDOROVIA* YAKOVL. (*LEGUMINOSAE*)

G. P. YAKOVLEV. A CONTRIBUTION TO THE REVISION OF THE GENUS *ORMOSIA* JACKS. I. THE GENERA *RUDDIA* YAKOVL. AND *FEDOROVIA* YAKOVL. (*LEGUMINOSAE*)

Изучалась морфология рода *Ormosia* Jacks. Показано, что в современном объеме эта группа объединяет ряд отдельных эволюционных линий. Предложено выделить малоподвинутый архаичный вид *O. fordiana* Oliv. в особый монотипный род *Ruddia* Yakovl. и ряд видов, имеющих септированный боб, — в род *Fedorovia* Yakovl.

Род *Ormosia* Jacks. s. l. занимает одно из центральных мест в трибе *Sophoreae* Spreng. s. l., являясь, по-видимому, наиболее крупным родом этой трибы.

Его систематика довольно хорошо разработана в превосходной обработке видов Нового Света, принадлежащей Велве Рудд (Rudd, 1965), и отчасти благодаря работе Кнаап-ван Мьювен (Knaap-van Meeuwen, 1962) по южноазиатским видам рода. Следует также отметить, что монография Мерилла и Чена (Merrill a. Chen, 1943), охватывающая виды Юго-Восточной Азии, своего значения не потеряла, особенно в фактической своей части.

Первоначально предполагалось ограничить работу лишь некоторыми уточнениями, однако позднее выяснился ряд моментов филогенетического плана, важных как для познания рода, так и трибы в целом.

Следует сказать, что без помощи руководителей целого ряда гербариев (A, K, GB, C, BR, BH, BM, HBM, ST, CGE, P, CAL, COI) эта работа просто не могла бы быть выполнена, автор приносит им свою искреннюю благодарность.

Тем, кто недостаточно знаком с систематикой трибы *Sophoreae*, напомню, что эта группа считается переходной между двумя семействами порядка бобовых (*Fabales* Nakai) — *Fabaceae* и *Caesalpiniaceae*. В последнее время, однако, склонны разделять трибу *Sophoreae* s. l. на две самостоятельные трибы, различающиеся степенью зигоморфности цветка (Hutchinson, 1964); роды, обладающие слегка зигоморфным цветком, оказываются в особой трибе *Cadieae* Baill., а остальные, с мотыльковыми венчиками, — в *Sophoreae* s. str.

Род *Ormosia* Jacks. принадлежит к последней трибе, ибо считается, что венчик всех ее представителей строго мотыльковый, что, как будет показано ниже, не совсем верно. Описано около 150 видов этого рода, из них 50 обитает в Новом Свете, бо́льшая часть остальных — в тропической Азии и один вид — в Австралии; в Африке этот род не представлен.

По нашему мнению, в традиционном своем объеме род *Ormosia* s. l. включает несколько самостоятельных линий развития, относящихся к разным филогенетическим уровням. Поэтому далее мы попытаемся наметить эти линии и представить их взаимоотношения между собой и некоторыми ключевыми родами трибы *Sophoreae* s. l.

Согласно классическим описаниям морфологии рода у приведенных выше авторов и у Прейна (Prain, 1897, 1900), являвшегося в свое время крупнейшим знатоком азиатских представителей группы, главнейшей систематической особенностью цветка *Ormosia* является прежде всего тип рыльца (наряду, конечно, с «мотыльковостью» цветка), которое всегда бывает латеральным и в подавляющем большинстве случаев двулопастным. Я, однако, могу сказать, что отклонения от этой идеальной картины довольно обычны, хотя закономерностей в них большей частью проследить не удается.

Считается также (и это главное в определении объема рода), что боб у *Ormosia* весьма специфичен, умеренно сдавленный, т. е. овальный в поперечном сечении, и отличается таким образом от четковидного, округлого на поперечном срезе плода *Sophora* L. или плоского боба *Cladrastis* Rafin. Характеристика рода дополняется также объемным типом семени (не плоским, как у *Pericopsis* Thw. или *Bowdichia* H. B. a. K.), что в известной степени находится в корреляции с типом боба.

Однако эти представления также не совсем точны, и в ряде особенностей боба и семян, которые иногда ускользают от внимания, заключены факты большой значимости. Прежде чем остановиться на этом подробнее, напомню, что не существует типа боба, специфичного только лишь для *Caesalpiniaceae* или для *Fabaceae*, но в структуре семян, согласно фундаментальной работе Корнера (Corner, 1951), позднее подтвержденной Копушиан Хайгом и Айзели Дьюэн (Kopooshian, Duane, 1968), такие особенные для каждого семейства черты имеются. Это прежде всего наличие особого сухого кольцевого ариллюса вокруг рубчика, далее — изогнутый у большинства видов корешок зародыша и шов (рафе), более короткий, чем противошов (антирафе) у представителей *Fabaceae*, и, соответственно, противоположные черты у *Caesalpiniaceae*. Отдельные исключения, касающиеся прежде всего положения корешка, известны и, по-видимому, либо являются следствием гетеробатмии, либо прямо указывают на переходный характер группы, и это последнее более приемлемо для *Ormosia*, у всех видов которой, как нами установлено, корешок всегда прямой — цезальпиноидного типа.

В сем. *Fabaceae* ранее как будто не было известно родов, где часть видов имеет ариллюс, тогда как у другой части рода он отсутствует. У представителей *Ormosia* мы впервые сталкиваемся с подобными исключениями. Выяснилось, что среди видов с вполне «фабоидным» кольцевым ариллюсом и вполне стандартным «фабоидным» рубчиком имеется один представитель (возможно, существует еще несколько, но мы не имели семян от них) без всяких следов ариллюса и с рубчиком типично «цезальпиноидным», минимально специализированным, без склеренхимного валика и остатков фуникулюса.

Разумеется, исследователь, обращаясь к работам Прейна (Prain, 1897, 1900), Мерилла и Чена (1943) или Кнаап-ван Мьювен (1962), мог заметить, что эти авторы либо отрицали существование ариллюса у *Ormosia*, либо вообще о нем не упоминали. Это, однако, чистейшее недоразумение, объясняющееся ответной реакцией на описанный в свое время Курцем у *Ormosia robusta* Roxb. мифический мясистый ариллюс и отчасти в силу неясности общих представлений об этом образовании, на что недавно указала Г. А. Комар (1965). Таким образом, типично «цезальпиноидный» макротип семени *Ormosia fordiana* Oliver оказывается фактом необычным и требует детального сравнения с таковыми ближайших систематических групп. Аналогия, впрочем, обнаруживается довольно быстро в соседствующем с *Ormosia* роде *Clathotropis* Harms, где виды имеют такие же безариллюсовые семена очень крупных размеров, подобно семени *Ormosia fordiana*, и аналогичную хрупкую тесту. Далее выясняется, что в деталях строения семядолей сходство между видами *Clathrotropis* и *Ormosia fordiana* больше, чем между последним и другими видами рода *Ormosia*. Естественно, за анализом семян следуют попытки найти сходство в типе цветка, но такого обнаружить не удается. Напротив, цветки видов *Clathrotropis* весьма близки к цветкам подвинутых американских ормозий, чьи семена, несмотря на указанное сходство, оказываются типично «фабоидными» и скорее всего даже более специализированы. Между тем цветок *O. fordiana* обнаруживает куда большее сродство с некоторыми цезальпиниевыми, а также с «псевдофабоидными» цветками аномального мадагаскаро-африканского рода *Cadia* Forsk. (триба *Cadieae*, сем. *Fabaceae*), хотя семена представителей последнего неожиданно проявляют строго «фабоидные» черты.

Картина еще более усложняется тем, что среди ормозий с типично «фабоидными» семенами известен вид (*Ormosia ormondii* Merr. из Австралии), чей венчик так же, как и венчик *O. fordiana*, имеет псевдомотыльковый тип.[1] В целом же, упрощенно, картина может быть представлена следующей схемой.

Таксон	Тип венчика	Тип семени
Cadia	Псевдомотыльковый	Фабоидный
Ormosia fordiana	»	Цезальпиноидный
Ormosia spp.	Мотыльковый, редко псевдомотыльковый	Фабоидный
Clathrotropis spp.	Мотыльковый	Цезальпиноидный

Путем несложной интерполяции приведенных выше данных нетрудно представить существование некоего гипотетического предка или, возможно, нескольких предков (вероятнее), сближенных во времени, которые обладали каким-то определенным первичным набором признаков и которых мы можем, разумеется условно, принять за некий предковый таксон. Естественно, проблема моно- или полифилии этим строго не решается, но для наших целей, принимая мнение Кронквиста (Cronquist, 1968) о некоторой условности указанных понятий, такое небольшое допущение, очевидно, возможно.

Можно думать, что этот гипотетический предок, предположительно объединявший в своем морфологическом строе и псевдомотыльковый венчик (типа венчика видов рода *Cadia*) и цезальпиноидный тип семени, в процессе импульсной эволюции дал начало нескольким основным ветвям первого порядка, среди которых был и предок современной *Ormosia fordiana*.

Судьба и роль этих ветвей в дальнейшей эволюции различна. Часть из них, возможно, явилась тупиками эволюции, другие, напротив, стали родоначальниками ныне обширных процветающих групп, но мы коснемся здесь лишь тех, которые представляют конкретный интерес в связи с избранной темой.

Прежде всего об *Ormosia fordiana*. Как следует из вышеизложенного, есть достаточно оснований, чтобы рассматривать ее отдельно от других видов этого рода. Очевидно также, что речь должна идти об особом роде, диагноз которого и публикуется ниже.

Ruddia[2] Yakovl., gen. n.

Legumen inter semina haud septatum, a lateribus via compressum, pericarpio lignoso; semina magna 2—3 cm lg., testa fragili, a cotyledonibus facile separabili; hilum arillo et funiculi reliquis destitutum. Facies contagionis cotyledonum cum linea seminis mediana haud omnio congruens. Typus: *R. fordiana* (Oliv.) Yakovl.

---

[1] По нашему мнению (Яковлев, 1968), псевдомотыльковым следует считать венчик, у которого отсутствуют один или два из трех характерных признаков мотылькового венчика: наружное положение флага, сложенные в лодочку внутренние лепестки и ушко у внутренних лепестков.

[2] В честь одного из лучших знатоков тропических бобовых В. Рудд, сотрудницы Смитсоновского института (США)

Боб между семенами не септированный, с боков сдавленный, перикарп одревесневший; семена крупные, 2—3 см дл., семенная оболочка ломкая, от семядолей легко отстающая; остатки фуникулюса и ариллюс вокруг рубчика отсутствуют. Поверхность соприкосновения семядолей совпадает не полностью.

R. fordiana (Oliv.) Yakovl., comb. n.

Ormosia fordiana. Oliv., 1895, in Hook. f., Icon. Pl. 25: tab. 2422. — *O. acuminata* Wall., 1831, Wall. Cat.: 5337, syn. n.

Typus: China, Kwangtung, North-West River, Ford, 231 (K.).

Распространение: КНР; ДРВ; Бирма; Вост. Пакистан; Индия.

Известен пока один вид этого рода, но мы полагаем, что еще целый ряд видов при детальном исследовании полных сборов может быть отнесен сюда же. В частности, «на подозрении» несколько азиатских видов: *O. macrodisca* Baker, *O. gracilis* Prain, *O. paniculata* Merr. и, возможно, также *O. longipes* Chen.

Очевидно, все многообразие современных видов ариллятных ормозий возникло вследствие аллогенеза одной ветви, братственной предку вышеописанного современного рода.

Однако значительный «разброс» в морфологии ее представителей наводит на мысль, что относительно рано указанная первопорядковая ветвь вновь разделилась на несколько производных второго порядка, положив начало нескольким независимым группам.

Как показывает дальнейший анализ, наибольшую эволюционную нагрузку несет боб. Его морфология в пределах рода, в общем, крайне разнообразна — от почти плоского до фактически четковидного типов, причем степень одревеснения перикарпа также значительно варьирует. К сожалению, в плане изменений формы, текстуры и т. п. можно говорить лишь об определенных тенденциях, параллельно проявляющихся во всех линиях, но не о закономерностях, и потому систематика групп, ныне включаемых в род *Ormosia*, вряд ли может быть основана на указанных особенностях. Более достоверны отличия в устройстве внутренней полости боба.

Опуская за недостатком места фактическую часть доказательств, необходимо сказать, что эволюция боба направлена в подавляющем большинстве случаев от плоского к объемному. При этом образуется полость, в которой более или менее свободно лежат семена. Иногда эта полость оказывается разделенной выростами мезокарпа и весь боб становится, таким образом, септированным изнутри (например, роды *Xylia* Benth., *Afzelia* Smith и некоторые другие).

Оба эти случая как раз и наблюдаются в роде *Ormosia*, причем, вероятно, существуют две группы видов — одна с несептированными, другая — с септированными бобами. Генетически обе линии берут начало от некоего общего плоского типа боба, возможно, крайне сходного с плодами близкого к *Ormosia* рода *Pericopsis* Thwaites. У последнего семена плотно окружены мезокарпом и теоретически могут эволюционировать различно. Можно предположить при этом, что у видов с более плоскими бобами существуют, т. е. сохранились, и черты низкой специализации в цветке. И хотя последнее, разумеется, необязательно, учитывая сложность эволюционных взаимоотношений, все же удается установить некоторое соответствие в сопряженной эволюции этих органов.

Таксон	Тип цветка	Тип боба	Объемность боба
O. ormondii	Псевдомотыльковый	Несептированный	Малообъемный, почти плоский
O. venosa	Мотыльковый	»	Объемный
O. emarginata	Псевдомотыльковый	Септированный	Малообъемный, почти плоский
O. robusta	Мотыльковый	»	Объемный

Известно по крайней мере 14 таксонов, ранее описанных как виды *Ormosia*, у которых боб септирован внутри, причем почти все эти виды (исключая лишь один) известны из Азии и не представляет особого труда проследить их родство между собой.

Попытки тем или иным путем подчеркнуть специфичность ормозий с септированными бобами, как показывают приводимые ниже синонимы, предпринимались неоднократно, однако неудовлетворительность их в номенклатурном смысле побуждает нас дать новое название этой группе.

Fedorovia[1] Yakovl., nom. n.

Layia Hook. et Arn., 1833, Bot. Beeck. Voy.: 183, nom. rejec., non id., l. c.: 148; nec Hook. et Arn. ex DC., 1838. — *Ormosia* subsect. *Layia* (Hook. et Arn.) Prain, 1900, Journ. As. Soc. Bengal., 69, 2 : 182. — *O.* ser. *Simplicifoliae* Chen, 1943, Sargentia, 3 : 102. — *O.* ser. *Pinnatae* Chen, 1943, l. c.: 103. — *O.* ser-*Striatae* Chen, 1943, l. c.: 103. — *O.* ser. *Xylocarpae* Chen, 1943, l. c.: 105. — *O.* ser. *Layia* (Hook. et Arn.) Chen, 1943, l. c.: 107. — *O.* ser. *Panamenses* Rudd, 1965, Contr. US. Nat. Herb., 51, 5 : 143.

Legumen inter semina septatum, a lateribus compressum vel moniliforme, pericarpio coriaceo vel lignoso, semina atrorubra vel brunnea, testa a cotyledonibus interdum vix secedenti; hilum animmersum facies contagionis cotyledonum cum linea seminis mediana haud omnio congruens.

Typus: *F. emarginata* (Hook. et Arn.) Yakovl.

Боб между семенами септированный, с боков сжатый или четковидный, перикарп кожистый или одревесневший, семена красные или коричневые, семенная оболочка иногда от семядолей несколько отстающая; рубчик непогруженный; плоскости соприкосновения семядолей с медианной линией семени не полностью совпадающие.

1. *F. emarginata* (Hook. et Arn.) Yakovl., comb. n.

Layia emarginata Hook. et Arn., 1833, Bot. Beeck. Voy.: 183 — *Ormosia emarginata* (Hook. et Arn.) Benth., 1852, Journ. Bot. Kew Gard. Misc. 4 : 77.

Lectotypus: Macao?, 1827, Exped. Capt. Beeckey, coll. Lay (EGL).

Распространение: КНР — пров. Гуандун, о. Хайнань, Гонконг.

2. *F. glaberrima* (Wu) Yakovl., comb. n.

Ormosia glaberrima Wu, 1940, Bot. Jahrb. 71 : 182 — *O. kwangsiensis* Chen, 1943, Sargentia 3 : 108.

Lectotypus: Kwangtung, Win-fao, 1928, S. S. Sin, 5324 (holotypus B — вероятно, погиб, isotypus — SYS).

Распространение: КНР — пров. Гуандун, Гуанси.

3. *F. henryi* (Prain) Yakovl., comb. n.

Ormosia henryi Prain, 1900, Journ. As. Soc. Bengal., 69, 2 : 180. — *O. henryi* Hemsl. et Wils., 1906, Kew Bull. 1906 : 156. — *O. mollis* Dunn, 1909, Journ. Bot. 47 : 198.

Typus: Hupeh, Henry, 7577 (holotypus — CAL, isotypus — K, US, G).

a. *F. henryi* var. *henryi.*

Typus: см. выше.

Распространение: КНР — пров. Юньнань, Сычуань, Гуандун, Гуанси, Хупе.

b. *F. henryi* var. *nuda* (How) Yakovl., comb. n.

Ormosia henryi var. *nuda* How, 1951, Acta Phytotax. Sin. 1, 2 : 232.

Typus: Yue-Yuen Hsien, X. 1933, S. P. Ko, 53601 (SYS — non vidi).

Возможно, эта разновидность относится к следующему виду.

4. *F. formosana* (Kaneh.) Yakovl., comb. n.

Ormosia formosana Kaneh., 1916, Bot. Mag. Tokyo 30 : 420.

Typus: Horisha, X 1916, R. Kanehira (TO).

Распространение: о. Тайвань.

5. *F. olivacea* (Chen) Yakovl., comb. n.

Ormosia olivacea Chen, 1943, Sargentia 3 : 110.

Typus: Yunnan, Fo-Hai, Wang, 77291 (A).

Распространение: КНР — пров. Юньнань.

6. *F. xylocarpa* (Chun ex Merr. et Chen) Yakovl., comb. n.

---

[1] В честь проф. Ан. А. Федорова.

Ormosia xylocarpa Chun ex Merr. et Chen, 1943, Sargentia 3 : 105, non Chun ex Tanaka et Odashima, 1938, nom. nud. — *O. polysperma* Chen, 1943, Sargentia 3 : 106.

Typus: Hainan, Mo Shan Leng, XI. 1932, Chun et Tso, 44382A (holotypus — A, isotypus — NY).

Распространение: КНР — пров. Гуанси, Гуандун, Цзянси, Хунань, о. Хайнань.

7. *F. tsangii* (Chen) Yakovl., comb. n.

Ormosia tsangii Chen, 1943, Sargentia 3 : 115.

Typus: Indo-China, Tonkin, Sai Wong Mo Shan, near the juncture of the Tonkin—Kwangsi—Kwangtung borders, VII—IX 1940, W. T. Tsang, 30276 (holotypus — A, isotypus — SYS, LE, C, GB).

Распространение: ДРВ — Бакбо (Тонкин).

8. *F. simplicifolia* (Merr. et Chun ex Merr. et Chen) Yakovl., comb. n.

Ormosia simplicifolia Merr. et Chun ex Merr. et Chen, 1943, Sargentia 3 : 102. — *O. obscurinervia* Merr. et Chun ex Tanaka et Odashima, 1938, Journ. Soc. Trop. Agr. 10 : 369, nom. nud.

Typus: Tonkin, Taai Wong Mo Shan and vicinity, near Chukphai, Haicoi, VI 1939, W. T. Tsang, 29144 (holotypus — A, isotypus — C).

Распространение: КНР — пров. Гуанси, о. Хайнань; ДРВ — Бакбо (Тонкин).

9. *F. pachyptera* (Chen) Yakovl., comb. n.

Ormosia pachyptera Chen, 1943, Sargentia 3 : 104. — *O. purpureiflora* Chen, 1943, l. c. : 105, syn. n.

Typus: Kwangsi, Chen Pien Distr., 17 X 1935, S. P. Ko, 55924 (A).

Распространение: КНР — пров. Гуанси, Гуандун.

10. *F. microphylla* (Merr. ex Merr. et Chen) Yakovl., comb. n.

Ormosia microphylla Merr. ex Merr. et Chen, 1943, Sargentia 3 : 109.

Typus: Kwangsi, Shap Man Taai Shan, So Tan Muk Shue, S. E. of Shangsze, Kwangtung border, VI 1933, W. T. Tsang, 22423 (holotypus — A, isotypus — A).

Распространение: КНР — пров. Гуанси.

11. *F. indurata* (Chen) Yakovl., comb. n.

Ormosia indurata Chen, 1943, Sargentia 3 : 104.

Typus: Kwangtung, Lin Fa Shan, Sam Hang Shek t'au village, Hweiyang Distr., IX 1935, W. T. Tsang, 25830 (A).

Распространение: КНР — пров. Гуандун, Гуанси, Гонконг.

12. *F. glauca* (Wall.) Yakovl., comb. n.

Ormosia glauca Wall., 1831, Pl. As. Rar. 2 : 83; Baker, 1878, in Hook f., Fl. Brit. Ind. 2 : 253.

Typus: Nepal, 1821, Sonku, Wallich (holotypus — K, isotypus — BM, LE).

Распространение: Непал, Индия — пров. Ассам.

13. *F. laxa* (Prain) Yakovl., comb. n.

Ormosia laxa Prain, 1900, Journ. As. Soc. Beng 69, 2 : 182.

Typus: Burma, Kachin Hills, Shan Busti near Sadon, Prain (CAL?).

Распространение: Бирма.

14. *F. panamensis* (Benth.) Yakovl., comb. n.

Ormosia panamensis Benth., 1854, Bot. Voy. Herald : 111. — *O. stipitata* Schery, 1943, Ann. Missouri Bot. Gard. 30 : 90.

Typus: Chiriqui, Remedios, Seeman, s. n. (K).

Распространение: Панама.

Помимо видов, включенных в установленные здесь роды, в Азии обитает еще по крайней мере 20—25 видов рода *Ormosia*, в этой статье не упоминавшихся. Часть из них определенно тяготеет к южноамериканским видам *Ormosia*, относимым Рудд (Rudd, 1965) к секц. *Unicolores*, другие, например виды, отделявшиеся Ченом (Merrill and Chen, 1943) в серии *Sericeolucidae* Chen и *Pachycarpae* Chen, кажутся очень своеобразными. Однако мы не имеем сейчас возможности детально рассматривать их.

Виды Нового Света, как уже было сказано, обработаны в недавней монографии Рудд (1965), и нет необходимости воспроизводить ее здесь. Укажем лишь, что вид *O. panamensis* Benth., выделявшийся ею в монотипную серию *Panamenses* Rudd, переведен нами в род *Fedorovia*; кроме того, уже после выхода в свет монографии Рудд описано три новых для Южной Америки вида: *O. peruviana* Rudd, 1968, Ann. Missouri Bot. Gard. 55, 1 : 79; *O. schunkei* Rudd, 1969, Phytologia 18 : 337; *O. ruddiana* Yakovl., 1970, Journ. Arn. Arb., 51, 1 : 129.

ЛИТЕРАТУРА

Комар Г. А. (1965). Ариллусы, их происхождение, строение и функции. Бот. журн., 50, 5. — Яковлев Г. П. (1968). Род *Camoensia* Benth. и его положение в системе *Fabales* Nakai. Бот. журн., 53, 6. — Corner E. (1951). The leguminous seed. Phytomorphology, 1, 2. — Cronquist A. (1968). The Evolution and Classification of Flowering Plants. — Hutchinson J. (1964). The Genera of flowering plants. — Knaap-van Meeuwen M. S. (1962). Preliminary revisions of some genera of Malaysian *Papilionaceae*, IV. A revision of *Ormosia*. Reiwardtia, 6, 3. — Kopooshian H., I. Duane. (1968). Seed character relation ships in the *Leguminosae*. Proc. Jowa Ac. Sci. 1966, 73. — Merrill E., L. Chen. (1943). The Chinese and Indo-Chinese species of *Ormosia*. Sargentia, 3. — Prain D. (1897). In King, Materials for a Flora of the Malayan Peninsula. Journ. As. Soc. Beng., 66, 2. — Prain D. (1900). A list of the *Ormosia*. Journ. As. Soc. Beng., 69, 2. — Rudd V. E. (1965). The American species of *Ormosia* (*Leguminosae*). Contr. US. Nat. Herb., 32, 5.

Химико-фармацевтический институт,
Ленинград.

(Получено 27 II 1970).

УДК 576.16 : 582.734 (235.243)

Э. Ц. Габриэлян

НОВЫЙ ВИД РОДА *SORBUS* L. ИЗ ГИМАЛАЕВ

С 2 рисунками

E. C. GABRIELIAN. A NEW SPECIES OF THE GENUS *SORBUS* L. FROM HIMALAYAS

Описан новый для науки вид перистолистной рябины *Sorbus himalaica* Gabr. sp. n. Этот вид, сочетая в себе признаки основных представителей секции *Aucuparia* (Medic.) K. Koch, встречающихся в Гималаях, в то же время четко отличается от каждого из них.

Изучение большого гербарного материала по роду *Sorbus* L., полученного из различных ботанических учреждений Европы и Азии, позволило установить новый для науки вид рябины из секции *Aucuparia* (Medic.) K. Koch.

Sorbus himalaica Gabr. sp. n. (Sect. *Aucuparia* [Medic.] K. Koch)

Frutex vel arbor ad 7 m altus, cortice griseolo-fusco. Rami tenues, lenticellis parvis orbicularibus vel ovalibus rarissimis tecti. Gemmae 2—3 mm longae, ovatae, planae, atumno sero 4—6 mm longae, obtuse conicae, rufopilosae. Folia impari-pinnata, ad 15 sm longa, 9—10 (14)-juga, foliolis lineari-oblongis, ad 3.5 cm longis, 1 cm latis, margine argute serrulatis, sessilibus, pro more apice obtusiusculis vel brevissime mucronatis, supra atroviridibus, subtus pallide viridibus, petiolo ad 2 cm longo, rhachide unacum foliorum nervis mediis, rarius tota pagina et margine dense rufo-villosa. Stipulae 5—6 mm longae, lanceolatae, subulato-acuminatae, rarius lobulosae, dense rufo-pilosae, deciduae. Inflorescentia ad 10 cm in diam., terminalis, foliis supremis brevior, pro norma densa, triente superiore valde ramosa, dense rufo-pilosa, ramulis crassis, firmis, lateralibus centrali sublongioribus, loco ramificationis bracteis parvulis, linearibus, caducis

instructa. Flores ad 12 mm in diam., rosei. Calyx viridis, dentibus roseis, breviter triangularibus, 1 mm longis, margine rubido-glandulosis, extus glabris, intus pilosis. Petala oblonga ad basin truncata. Antherae roseae.

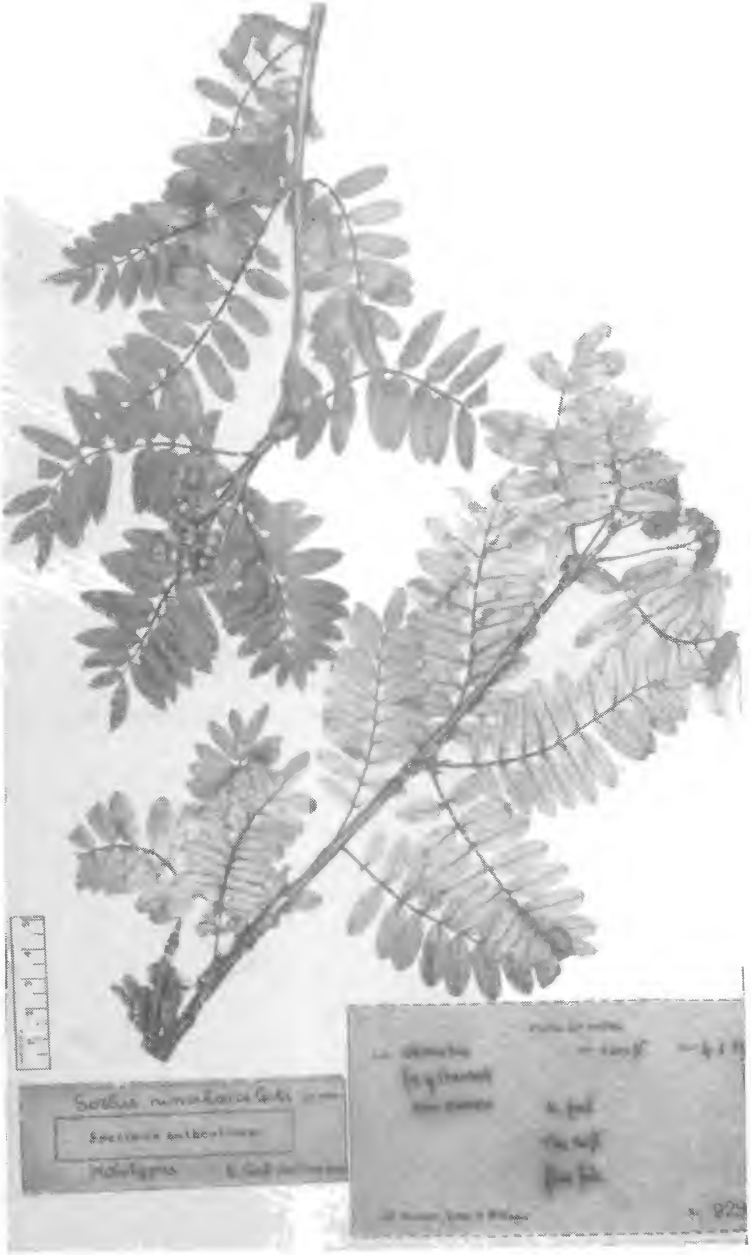


Рис. 1. Голотип *Sorbus himalaica* Gabr. sp. n. (по экз.: Nepal, Chimegon, N. of Tukucha, Kali Bandaki, 4 6 1954, Stainton, Sykes and Williams, 929, BM).

Stylodia 5, libera, staminibus et petalis subaequilonga. Fructus ad 8 mm in diam., rotundiusculi, glauco atro-rubri, plus minusve numerosi. Fl. VI, fr. VIII—IX (рис. 1).

Holotypus. Himalaya, Nepal, Chimegon N. of Tukucha, Kali Bandaki, in forest, alt. 3650 m, tree 20 feet, flower pink, 4 June 1954, Stainton, Sykes and Williams, 929 (BM).

Affinitas. A specie affini *S. cashmiriana* Hedl. pubescentia totius plantae, foliolis lineari-oblongis apice non obtusiusculis (nec lanceolatis acutatis grosse serratis); stipulis lanceolatis dense pilosis; inflorescentia densa copiose rufo-pilosis, ramulis eius crassis et calycis dentibus roseis differt.

A. *S. ursina* (Wenzig) Hedl. floribus majoribus aliter coloratis, calycis dentibus pilosis margine glandulosis, necnon dimensionibus stylodiorum et fructuum distinguitur. A. *S. foliolosa* (Wall.) Spach gemmis pubescentibus (nec glabris), tota planta aliter rufo-pilosa (nec alba), foliolis plurijugis aliter serratis, petalorum coloratione, stylodiis 5(nec 3) et fructibus majoribus distat. A *S. microphylla* Wenzig rhachide folii non alata, foliolis paucioribus, majoribus et aliter serratis, inflorescentia densa majore (ad 10, nec ad 3 cm in diam.), sepalis margine glandulosis aliter formis et coloratis necnon fructibus minoribus rubris (nec albisvel glaucis) differt.

Habitat in silvis regione superiora montium, 3600—4300 m supra mare.

Sorbus himalaica Gabr. sp. n. (Sect. *Aucuparia* [Medic.] K. Koch)

Кустарник или дерево до 7 м выс., с серовато-бурой корой. Ветви тонкие, покрытые очень редко разбросанными мелкими округлыми или овальными чечевичками. Почки 2—3 мм дл., яйцевидные, плоские, зимующие, 4—6 мм дл., тупоконические, рыжеволосистые. Листья непарноперистые, до 15 см дл., 9—10(14)-парные; листочки линейно-продолговатые, до 3.5 см дл., 1 см шир., по краю мелко-остропильчатые, сидячие, на верхушке обычно туповатые, реже очень коротко заостренные, сверху темно-зеленые, снизу бледно-зеленые. Черешок (до 2 см дл.), ось листа, средняя жилка листочков, реже поверхность и край густо рыжемохнатые. Прилистники 5—6 мм дл., ланцетные, шиловидно заостренные, реже вильчатые или мелколопастные, опадающие, густо рыжеволосистые. Соцветие до 10 см в диам., верхушечное, короче верхних листьев, обычно густое, в верхней трети сильно разветвленное, густо рыжеопушенное, веточки соцветия толстые, крепкие, боковые несколько длиннее центральной, в местах разветвлений снабженное мелкими, линейными опадающими прицветниками. Цветки до 12 мм в диам., розовые; чашечка зеленая, с розовыми короткотреугольными, по краю красновато-железистыми, снаружи голыми, изнутри волосистыми, равными 1 мм долями. Лепестки продолговатые, у основания усеченные. Пыльники розовые, стилодиев 5, свободных, по длине равных тычинкам и лепесткам. Плоды до 8 мм, округловатые, сизо-темно-красные, более или менее многочисленные. Цв. VI, пл. VIII—IX (рис. 1).

Голотип. Гималаи, Непал, Чимегон, к северу от Тукуча, Кали Бандаки, в лесу, выс. 3600 м над ур. м., дерево около 7 м выс., цветки розовые. Стейнтон, Сайкс и Уильямс, 929, 4 6 1954. (BM).

Родство. От близкого *S. cashmiriana* Hedl. отличается опушением всего растения, линейно-продолговатыми листочками, по краю мелкопильчатыми, на верхушке туповатыми (а не ланцетными, крупнопильчатыми, заостренными), ланцетными густоволосистыми прилистниками; густым соцветием, обильно рыжеопушенным, с толстыми веточками и розовыми долями чашечки.

От родственного *S. ursina* (Wenzig) Hedl. отличается более крупными цветками, их окраской, волосистыми и по краю железистыми долями чашечки, формой лепестков, размерами стилодиев и плодов.

От *S. foliolosa* (Wall.) Spach отличается опушенными (а не голыми) почками, цветом и характером опушения всего растения; большим числом пар листочков и формой пильчатости; окраской лепестков, 5 стилодиями (а не 3) и более крупными плодами.

От *S. microphylla* Wenzig отличается некрылатой осью листа, меньшим числом пар листочков, их величиной и пильчатостью, густотой и размерами соцветия (до 10, а не 3 см в диам.), формой и цветом железок по краю чашелистиков и более мелкими красными (а не белыми или сизоватыми) плодами.

Обитает в лесах верхнего горного пояса на высоте 3600—4300 м над ур. м.

Исследованные образцы: N. India, East Punjab region, Bushahr, Simla, 20 8 1934, N. Parmanand, 1027(E); Punjab, Kulu, Parbatti valley, above Swagni, 11200′, 10 6 1934. C. Parkinson, 4084 (E); N-W India (Tihri-Garhwal), Phululdaru in Nila valley, 10—1100′, 23 6 1833, J. Duthie, 1085 (G); West Nepal, Humla, Munka Laena, 29°45′ N; 81°50′ E; 11500′, 13 6 1968, J. Stainton, 6324 (BM); Nepal, Chaaikoleon (N. et Tukucha), 11500′ 31 5 1954, Stainton, Sykes, Williams, 815 (BM); East Nepal, Rolwaling, 27°55′ N; 86°23′ E, 13000′, 28 6 1964, Stainton, Sykes, Williams,

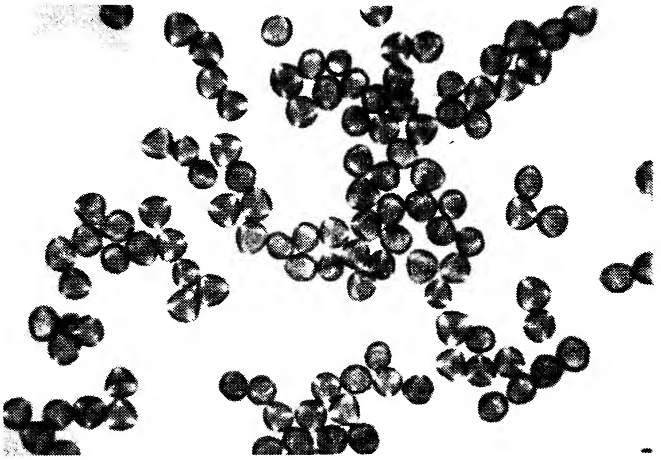


Рис. 2. Пыльца *S. himalaica* Gabr. (Увел. 200).

4697 (BM); Sikkim. alt. 10—11000′, rég. temp. J. D. Hooker (P) 695; Bhutan, Loona, Pho Chu, 12000′, 23 6 1949, F. Ludlow, G. Sherriff, J. Hicks, 16614 (BM, E); S. E. Tibet, above Trulung, 12000′, 25 6 1947, F. Ludlow, G. Sherriff, J. Hicks, 13203 (BM, E); S. E. Tibet, Lotu, Shoga Chu, Kongbo, 12500, 16 6 1947, F. Ludlow, G. Sherriff, H. Elliot, 13899 (E).

Интересно отметить, что *S. himalaica* сочетает в себе признаки основных перистолистных рябин, произрастающих на территории Гималаев. Специальное палинологическое исследование *S. himalaica* показало, что этот вид образует почти 100% выполненных фертильных пыльцевых зерен с твердо установившимся морфологическим типом и, следовательно, не может быть гибридным (рис. 2).

Необходимо подчеркнуть высокую декоративность этого небольшого дерева с изящной перистой листвой и розовыми цветками.

Всем, любезно приславшим материал для исследования мне лично, а также через Ботанический институт АН СССР, приношу свою глубокую благодарность: научным учреждениям Австрии (W), Англии (BM), (K), Индии (CAL), Франции (P), Швейцарии (G), Шотландии (E).

Ботанический институт
Академии наук
Армянской ССР,
Ереван.

(Получено 6 X 1970).

УДК 582.001.4 : 576.312.37 : 582.572,2

И. В. Чешмеджиев

К ЦИТОСИСТЕМАТИКЕ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *ALLIUM* L.

С 2 таблицами рисунков

I. V. CHESHMEJIYEV. A CONTRIBUTION TO THE CYTOTAXONOMY OF CERTAIN SPECIES OF *ALLIUM* L.

В статье изложены результаты исследования кариотипов нескольких видов лука флоры Болгарии: *A. flavum* L. var. *minus* Boiss. ($2n=16$), *A. fuscum* Waldst. et Kit. ($2n=16$), *A. pallens* L. var. *pallens* L. ($2n=32$) и *A. pallens* L. var. *compactum* Ceschm. ($2n=32$). В диплоидном наборе *A. flavum* var. *minus* обнаружены фрагменты ($2n=16+2fr.$; $n=8+fr.$), а в диплоидном наборе *A. flavum* var. *flavum* — фрагмент и B-хромосома ($2n=16+fr.$, $2n=16+B$). В диплоидных хромосомных наборах *A. flavum* var. *minus*, *A. fuscum* и *A. pallens* обнаружены полиморфизм спутничных хромосом и структурная гетерозиготность.

В настоящей работе приводятся результаты сравнительно-кариологического исследования *Allium flavum* L. var. *minus* Boiss., *A. fuscum* Waldst. et Kit. и *A. pallens* L. Ввиду сходства по ряду морфологических признаков эти виды относят к одной секции *Macrospatha*.

A. fuscum и *A. pallens* обычно рассматриваются как самостоятельные виды. Регель (Regel, 1875) считает *A. pallens* разновидностью *A. paniculatum* L., а Буассье (Boissier, 1884) рассматривает как *A. fuscum*, так и *A. pallens* в качестве разновидностей *A. paniculatum* L.

По нашим и литературным данным, указанные виды образуют полиплоидные ряды: *A. flavum* $2n = 16, 17, 24, 32, 33$; *A. fuscum* $2n = 14, 16, 17, 32$; *A. pallens* $2n = 16, 32, 40$. Все это говорит о необходимости дальнейших морфологических и кариологических исследований.

Материал и методика

Луковицы указанных видов были собраны в их естественных местообитаниях и выращивались в горшках и на грядках в Ботаническом саду в г. Пловдиве (Болгария).[1] Гаплоидные хромосомные числа определялись на метафазных пластинках первого деления микроспор, а диплоидные — в меристеме кончиков корней по принятой нами методике (Чешмеджиев, 1970).

Результаты и обсуждение

A. flavum* L. var. *minus Boiss. ($2n = 16$, $n = 8$). Материал собран на вершине Орляк горы Пирина (Болгария). В диплоидном наборе этой разновидности *A. flavum* найдены 6 пар метацентрических и 2 пары спутничных субметацентрических хромосом (рис. 1, *а*, 2, *а*). Средние размеры хромосом в кариотипе *A. flavum* var. *minus* показаны в табл. 1.

Метацентрические хромосомы I—VI по общей длине образуют убывающий ряд, причем постепенное уменьшение длинного плеча сопровождается убыванием длины короткого плеча. Плавный переход длин хромосом этой группы затрудняет их идентификацию. Соотношение в длинах плеч этих хромосом варьирует в небольших пределах (1.08—1.16).

Субметацентрические хромосомы VII, VIII можно легко различить среди остальных, так как они являются спутничными и имеют иное соотношение длин плеч. Между собой эти хромосомы различаются главным образом по размеру спутника.

Общая длина хромосом I—VIII в клетках кончиков корней равняется 81.38 μ, а общая длина хромосом гаплоидного набора (рис. 2, *г*) в микроспорах — 51.16 μ.

---

[1] Пользуюсь случаем выразить благодарность И. Г. Ковачеву за предоставленные для исследования луковицы *A. fuscum*.

ТАБЛИЦА 1

Размеры соматических хромосом (в μ) у *A. flavum* var. *minus* (первый вариант)

Хромосома	Длина плеч и спутников	Общая длина	Отношение плеч
I	6.32+5.87 —	12.19	1.08
II	5.99+5.29 —	11.28	1.13
III	5.77+5.09 —	10.86	1.13
IV	5.56+4.71 —	10.34	1.16
V	5.25+4.63 —	9.88	1.13
VI	5.01+4.59 —	9.60	1.09
VII	4.80+3.65+0.70	9.15	1.31
VIII	4.72+3.36+S_1[1]	8.08	1.41

[1] S_1 — обозначает спутника размерами меньше 0.4 μ.

В микроспорах иногда встречаются микроядра в числе 1—3, а также в одном случае обнаружен фрагмент.

У одного растения из того же местообитания обнаружен диплоидный набор, гетерозиготный по одной из пар хромосом (рис. 1, *б*, 2, *б*). Эта пара шестая в кариограмме. Первый ее гомолог (VI$_{\text{А}}$) имеет общую длину 9.60 μ и отношение плеч 1.09. Второй гомолог (VI$_{\text{Б}}$) имеет общую длину 7.91 μ и отношение плеч 3. Как видно, первый из них метацентрического, а второй — акроцентрического типа. Все остальные типы хромосом являются такими же, как представленные на первой кариограмме этой разновидности (рис. 1, *а*).

Нами найдены также экземпляры *A. flavum* L. var. *minus*, у которых кариограмма показывает более существенные отличия (рис. 1, *в*, 2, *в*). В их диплоидном наборе имеется 6 пар метацентрических хромосом и 2 пары субметацентрических спутничных хромосом. Измерения средних длин хромосом и соотношение длин их плеч позволяют следующим образом охарактеризовать этот вариант (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Размеры соматических хромосом (в μ) *Allium flavum* var. *minus* (третий вариант)

Хромосома	Длина плеч и спутников	Общая длина	Отношение плеч
I	6.24+5.70 —	11.94	1.09
II	5.97+5.43 —	11.40	1.10
III	5.70+5.27 —	10.97	1.08
IV	5.48+3.37+1.90	10.75	1.62
V	5.48+4.94 —	10.42	1.11
VI	5.21+4.72 —	9.99	1.10
VII	5.00+4.45 —	9.45	1.12
VIII	4.60+3.42+0.70	8.72	1.35

Метацентрические хромосомы I—III по длине образуют ряд, причем увеличение общей длины сопровождается постепенным укорочением длинных и коротких плеч. То же можно сказать и о группе метацентрических хромосом V—VII, у которых разница в длине плеч и общей длине мала. Поэтому хромосомы этих групп надо идентифицировать осторожно. Среди метацентриков спутничные хромосомы (IV и VIII) хорошо заметны; между собой они тоже довольно ясно различаются по общей длине, по отношению длин плеч и размерам спутника.

Сравнивая кариограммы *A. flavum* L. var. *minus*, нельзя не признать, что они относятся к одному и тому же кариотипу, хотя и не тождественны. Так, на третьей кариограмме (рис. 1, *в*) нет спутничной хромосомы (S_1), которую видим на первых двух кариограммах (рис. 1, *а, б*), а вместо нее в наборе появилась IV спутничная хромосома.

В меристеме верхушки корней одного экземпляра нами найден диплоидный набор 2n = 16 + 2fr. Фрагменты довольно крупные, размерами 3.52 μ и 3.79μ.

Три года назад мы получили семена *A. flavum* L. var. *flavum* из Ботанического сада в Дрездене. На второй год после посева растения зацвели. Диплоидное хромосомное число у этих растений равно 16. У некоторых экземпляров обнаружено число хромосом 2n = 16 + fr., у других 2n = 16 + B. В диплоидном наборе имеются две пары спутничных хромосом, так же как у разновидности *A. flavum* var. *minus*. Остальные хромосомы очень сходны с хромосомами данной разновидности.

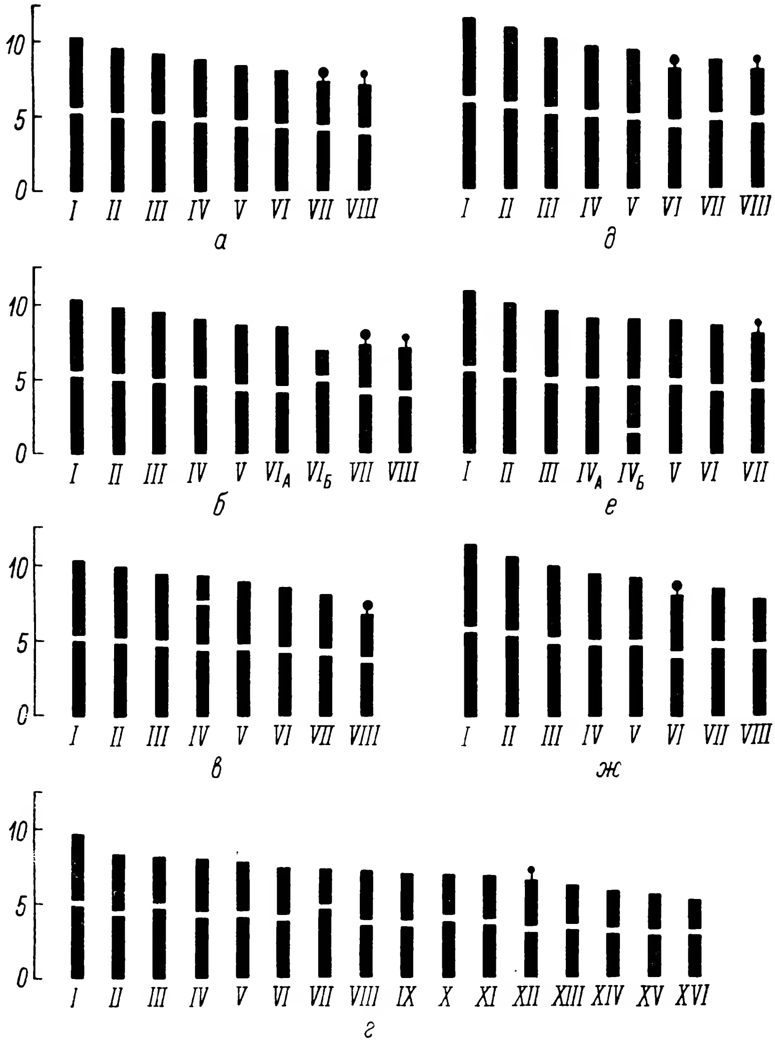

10
5
0
I II III IV V VI VII VIII
а
I II III IV V VI VII VIII
д
10
5
0
I II III IV V VI_А VI_Б VII VIII
б
I II III IV_А IV_Б V VI VII VIII
е
10
5
0
I II III IV V VI VII VIII
в
I II III IV V VI VII VIII
ж
10
5
0
I II III IV V VI VII VIII IX X XI XII XIII XIV XV XVI
г

Рис. 1. Кариограммы соматических хромосом.

а—в—Allium flavum var. *minus*; *г* — *A. pallens*; *д—ж* — *A. fuscum*.

Кариотип *A. flavum* L. изучался рядом авторов (Levan, 1929, 1935, 1937, 2n = 16; n = 8; Delay, 1948, 2n = 16; Tschermak-Woess, 1947, n = 8; Gagnieu a. Linder, 1951; 2n = 16; Larsen, 1956, 2n = 16; Ved Brat, 1965а, 2n = 16; Ved Brat, 1965б, *A. flavum* var. *minor*, 2n = 24; Чешмеджиев, 1970, *A. flavum* var. *minus*, 2n = 16, n = 8 и *A. flavum* var. *flavum*, 2n = 16, 32, n = 8, 16).

Исследуя кариотип *A. flavum* L. s. l. (в том числе и *A. flavum* var. *minus*) по материалам из Софии, Леван (Levan, 1935, 1937) установил, что все хромосомы имеют медианную перетяжку и обычно лишены спутников.

Чермак-Воес (Tschermac-Woess, 1947) сообщает, что хромосомы этого вида обладают медианной и субмедианной перетяжкой. При этом были найдены две неодинаковые пары спутничных хромосом. Наши результаты изучения кариотипа этого вида совпадают с данными цитированного автора.

Некоторые виды лука обнаруживают значительные вариации кариотипа, поэтому весьма вероятно, что Леван исследовал материал, у которого действительно не было спутничных хромосом.

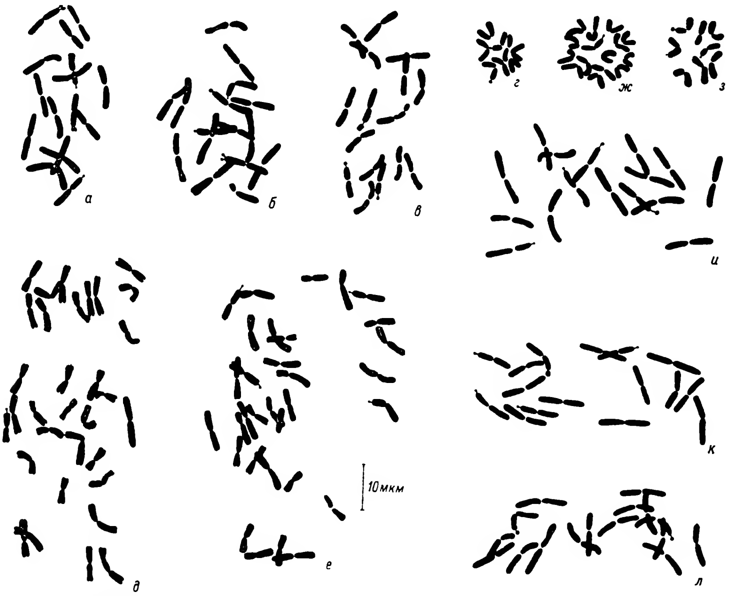


Рис. 2. Метафазные пластинки меристемы кончиков корней и первого деления микроспор.

а—в — *Allium flavum* var. *minus* (2n=16); *г* — *A. flavum* var. *minus* (n=8); *д* — *A. pallens* var. *pallens* (2n=32); *е* — *A. pallens* var. *compactum* (2n=32); *ж* — *A. pallens* var. *pallens* (n=15); *з* — *A. fuscum* (n=8); *и—л* — *A. fuscum* (2n=16).

A. pallens L. (2n = 32, n = 15—17). Этот вид встречается на Черноморском побережье близ Ахтопола и Варны.

Нами исследовался *A. pallens* var. *pallens* из первого местообитания и *A. pallens* var. *compactum* Česchm. — из второго.

В диплоидном наборе *A. pallens* var. *pallens* обнаружено 11 пар метацентрических хромосом, одна из которых является спутничной, и 5 пар субметацентрических хромосом (рис. 1, *г*, 2, *д*). Средние размеры хромосом и положение центромер указаны в табл. 3.

Метацентрическая хромосома I отличается от остальных метацентриков в наборе большей величиной. Все остальные метацентрические хромосомы — II, IV—VI, VIII—IX трудно различаются, так как они очень сходны по размерам и соотношениям в длине плеч. Между ними хорошо заметны субметацентрические хромосомы III и VII.

Субметацентрические хромосомы X, XI сходны, однако от соседних метацентриков отличаются хорошо.

Метацентрическую спутничную хромосому XII нельзя спутать ни с какими другими хромосомами в наборе; на одном из ее плеч есть заметный по размерам спутник. Вслед за ней по длине идет группа метацентрических хромосом XIII—XV. Отношение их плеч одинаковое — 1.24.

Субметацентрическая хромосома XVI выделяется как самая маленькая в кариотипе.

ТАБЛИЦА 3

Размеры соматических хромосом (в μ) *Allium pallens*

Хромосома	Длина плеч и спутников	Общая длина	Отношение плеч
I	5.84+5.33	11.17	1.10
II	5.09+4.53	9.62	1.12
III	5.72+3.81	9.53	1.50
IV	4.93+4.30	9.23	1.15
V	4.95+4.03	8.98	1.23
VI	4.56+3.83	8.39	1.19
VII	5.40+2.98	8.38	1.81
VIII	4.26+3.79	8.05	1.12
IX	4.26+3.53	7.79	1.21
X	4.66+2.96	7.62	1.57
XI	4.31+3.31	7.62	1.30
XII	3.72+3.70+S_1	7.42	1.00
XIII	3.94+3.16	7.10	1.24
XIV	3.47+2.79	6.26	1.24
XV	3.47+2.79	6.26	1.24
XVI	3.47+2.34	5.81	1.48

Общая длина хромосом I—XVI в клетках кончиков корней 129.23 μ, а в микроспорах — 87.88 μ.

При исследовании гаплоидных наборов в микроспорах были обнаружены следующие случаи: n=15 (рис. 2, *ж*), n=15+fr., n=16, n=16+fr., n=17+fr. Число микроядер составляет 1—2, редко — 7—8.

Нами исследован также диплоидный хромосомный набор ***A. pallens* L. var. *compactum* Česchm.** В нем найдены те же типы хромосом, которые описаны выше, но здесь имеется не одна, а две пары спутничных хромосом (рис. 2, *е*). Вторая спутничная пара представлена субметацентрическими хромосомами XI. Спутник здесь такой же величины, как и у хромосомы XII.

Исследовав материал из Франции, Контандрипулос (Contandriроulos, 1957) установила для *A. paniculatum* L. var. *pallens* L. 2n=32. Она опубликовала изображение диплоидного набора этого растения, из которого видно, что его кариотип мало отличается от кариотипа, исследованного нами.

По материалам, полученным из Турции, Вед Брат (1965а) установил для *A. pallens* L. 2n = 16 при гетерозиготности одной из двух пар спутничных хромосом. На приведенном им рисунке видно, что хромосомы этого набора метацентрические или субметацентрические. Исследуя *A. paniculatum* var. *pallens*, Диетрих (Dietrich, 1967) тоже сообщает о хромосомных числах 2n = 16 и 2n = 8.

A. pallens L. s. l. является морфологически довольно разнообразным в болгарской флоре. О его разнообразии свидетельствуют и кариологические данные во флорах Франции, Турции и Болгарии. Все это убеждает нас в его большом полиморфизме и в необходимости сравнительно-кариологического исследования средиземноморских популяций *A. pallens* L. s. l.

***A. fuscum* Waldst. et Kit.** Диплоидные формы этого вида (2n = 16, n = 8) распространены в Болгарии около с. Лешница Благоевградского округа, а тетраплоидные — около г. Шумена (местность «Шуменска трапеза»). Ниже приводятся результаты кариологических исследований диплоидной формы.

В хромосомном наборе *A. fuscum* 6 пар метацентрических хромосом, одна из которых спутничная, и 2 пары субметацентрических хромосом, в том числе спутничная (рис. 1, *д*, 2, *з*, *и*). Средние размеры хромосом и длины их плеч в кариотипе *A. fuscum* даны в табл. 4.

Метацентрическая хромосома I самая длинная в наборе, поэтому она отличается от других. Остальные метацентрики (II—VI) образуют по-

ТАБЛИЦА 4

Размеры соматических хромосом (в μ) *Allium fuscum* (первый вариант)

Хромосома	Длина плеч и спутников	Общая длина	Отношение плеч
I	6.96+6.58	13.54	1.06
II	6.50+6.05	12.55	1.07
III	6.13+5.74	11.87	1.06
IV	5.87+5.35	11.22	1.10
V	5.67+5.12	10.79	1.10
VI	5.17+4.37+0.68	10.22	1.18
VII	5.72+4.29	10.01	1.33
VIII	5.42+3.75+S_1	9.17	1.44

степенно убывающий ряд, у которого снижение размеров сопровождается укорачиванием короткого плеча. Среди них хорошо заметна спутничная хромосома VI.

Субметацентрические пары хромосом (VII, VIII) по общей длине и соотношению длин плеч мало разнятся; однако вторая из них является спутничной, что и отличает ее.

Обе пары спутничных хромосом невозможно спутать, потому что одна из них метацентрическая, а другая субметацентрическая; кроме того, их спутники различной величины.

Общая длина гаплоидного набора хромосом I—VIII в клетках кончиков корней равна 89.37 μ, а в микроспорах 51.16 μ. В микроспорах иногда бывает микроядро.

При исследовании других луковиц этого вида нам удалось найти диплоидный набор со спутничными хромосомами иного характера, а также обнаружить и гетерозиготность четвертой пары хромосом (рис. 1, *е*, 2, *к*). Этот набор состоит из 6 пар метацентрических и 2 пар спутничных субметацентрических хромосом.

Измерения средних размеров хромосом и отношение их плеч позволяют следующим образом охарактеризовать этот диплоидный набор (табл. 5).

ТАБЛИЦА 5

Размеры соматических хромосом (в μ) *Allium fuscum* (второй вариант)

Хромосома	Длина плеч и спутников	Общая длина	Отношение плеч
I	6.80+6.20	13	1.09
II	6.16+5.64	11.80	1.09
III	5.72+5.45	11.17	1.05
IVА	5.47+4.96	10.43	1.10
IVБ	(1.62+3.85)+4.96	10.43	1.10
V	5.58+5.02	10.60	1.11
VI	5.09+4.85	9.94	1.05
VII	5.26+3.91+S_1	9.17	1.34
VIII	4.97+3.60+S_1	8.57	1.38

При сравнении табл. 4 и 5 становится заметным сходство хромосом. Метацентрические хромосомы I—V близки по общей длине и длинам плеч. Только у одного из партнеров хромосом IV (табл. 5) на дистальной части длинного плеча имеется вторичная перетяжка, отделяющая участок размером 1.62 μ.

Хромосомные пары VI у обоих диплоидных наборов сходны по длине, но в первом случае пара является спутничной, а во втором лишена спутника. Если при вычислении длин плеч у спутничной хромосомы учесть величину спутника (0.68 μ), то окажется, что хромосомы имеют почти одинаковое соотношение длин плеч.

Разница между двумя последними хромосомами в обоих наборах заключается в следующем: в первом наборе спутничной является только хромосома VIII, а во втором — VII и VIII.

Нами обнаружен и третий вариант диплоидного набора *A. fuscum* (рис. 1, *ж*; 2, *л*). В нем была видна только одна спутничная хромосома (VI). Остальные хромосомы в наборе не показали отличий от первого варианта (рис. 1, *д*).

Полиморфизм спутничных хромосом и структурная гетерозиготность, установленная нами у *A. flavum*, *A. fuscum* и *A. pallens*, встречаются и у других видов лука.

Исследования *A. carinatum* L., проведенные рядом авторов (Geitler, 1944; Diannelidis, 1944, 1947; Tschermak-Woess, 1947, 1964; Geitler u. Tschermak-Woess, 1962), и *A. pulchellum* Don (Tschermak-Woess u. Schiman, 1960) показали высокую пластичность их хромосом. Кроме лука, большая пластичность хромосом обнаружена у *Trillium kamtschaticum* (Kurabayashi, 1957), спонтанного гибрида *Elymus arenarius*×*Secale cereale* (Heneen, 1963), *Nigella dorfleri* (Stried, 1969) и др. Чермак-Воес и Шиман (1960) высказывают предположение, что спонтанные перестройки хромосом у видов лука группы *paniculatum* зависят, вероятно, от большого содержания в них гетерохроматина. Некоторые исследователи показывают, что морфология хромосом может изменяться под влиянием гибридизационных процессов (Navashin, 1934; Heneen, 1963).

Для *A. fuscum* Дианелидис (Diannelidis, 1951) отмечает 2n=16 (Греция), а Вед Брат (Ved Brat, 1965a, б) 2n=14 и n=7 (Турция). Последний автор приводит рисунок с двумя асимметричными хромосомами с маленьким спутником. Этот набор с 14 хромосомами по их морфологии похож на один из вариантов диплоидного набора *A. fuscum*, обнаруженный нами. Мы предполагаем, что исследования разных популяций *A. fuscum* покажут и другие кариологические различия.

Кариотипы трех исследованных нами видов оказались близкими. Они сходны по следующим признакам: а) средняя длина одной хромосомы у *A. fuscum* и *A. flavum* варьирует в пределах 10.17 μ—11.17 μ, а у *A. pallens* составляет 8.08 μ; б) большинство хромосом этих видов метацентрического типа. У диплоидов 1—2 пары, а у тетраплоида — 5 пар субметацентрических хромосом; в) в кариотипах всех трех видов имеются 1—2 пары спутничных хромосом; г) отношение самой длинной хромосомы к самой короткой у *A. flavum* и *A. fuscum* 1.41—1.51, а у *A. pallens* — 1.92.

Эти данные говорят о том, что по кариологическим признакам названные виды могут быть отнесены к одной секции.

Хотя кариотипы этих видов близкие, они хорошо различаются по числу асимметрических и спутничных хромосом, по характеру спутника и др. Поэтому неправильно считать *A. fuscum* и *A. pallens* синонимами или разновидностями *A. paniculatum*. Данные кариологического анализа обоих видов согласуются с их морфологическими различиями. Так, например, у *A. fuscum* листья плоские, околоцветник колокольчатый грязно-зеленовато-коричневый, соцветие рыхлое, чехол с длинным носиком, в несколько раз превышающий зонтик, а у *A. pallens* листья желобчатые, почти полуцилиндрические, околоцветник ширококолокольчатый или полушаровидный, иногда белый с бледно-розовым оттенком, чехол с длинным носиком, немного или в 1.5 раза превышающий зонтик.

Выводы

1. Диплоидный набор у *Allium flavum* L. var. *minus* Boiss. (2n=16) состоит из 6 пар метацентрических и 2 пар спутничных субметацентрических хромосом. Обнаружен диплоидный набор, содержащий также 6 пар метацентрических хромосом и 2 пары спутничных субметацентрических

хромосом (одна из пар спутничных хромосом с крупным спутником). Гетерозиготность по местоположению первичной перетяжки и размеру короткого плеча отмечена у одной из метацентрических хромосом. В кариотипе встречаются фрагменты ($n=8+$fr., $2n=16+2$ fr.). У *A. flavum* L. var. *flavum* установлены следующие числа хромосом: $2n=16+$fr. и $2n=16+B$.

2. Соматический набор *A. pallens* L. var. *pallens* ($2n=32$) состоит из 11 пар метацентрических хромосом, одна из которых является спутничной, и 5 пар субметацентрических хромосом. В наборе *A. pallens* L. var. *compactum* Česchm. замечено 2 пары спутничных хромосом.

3. Обнаружены три варианта диплоидного набора *A. fuscum* Waldst. et Kit. ($2n=16$), различающиеся по спутничным хромосомам: а) диплоидный набор, состоящий из 6 пар метацентрических хромосом, одна из которых является спутничной, и 2 пар субметацентрических хромосом, одна из которых тоже является спутничной; б) диплоидный набор с 6 парами метацентрических и 2 парами спутничных субметацентрических хромосом; в последнем варианте замечена гетерозиготность на одном из метацентриков, по вторичной перетяжке; в) диплоидный набор только с одной парой спутничных хромосом.

4. Кариограммы *A. fuscum* Waldst. et Kit. и *A. pallens* L. хорошо различаются, соответственно с внешним морфологическим обликом этих видов. Поэтому их нельзя считать синонимами или разновидностями *A. paniculatum* L., а надо рассматривать как самостоятельные виды.

5. Хромосомная пластичность, наличие фрагментов и В-хромосом в кариотипах исследованных видов *Allium* группы *paniculatum* (секция *Macrospatha*) фенотипически не проявляются.

ЛИТЕРАТУРА

Чешмеджиев И. В. (1970). К цитосистематике некоторых видов *Allium* L. флоры Болгарии. Бот. журн., 55. 8, 1100—1110. — Boissir E. (1884). Flora orientalis, V : 229—285. — Contandriopoulos I. (1957). Contribution à l'etude caryologique des endemiques de Corse. Ann. Fac. Sci. Marseile, 26 : 51—65. — Delay C. (1948). Recherches sur la structurue des noyaux quiescents chez les Phanérogames. Rev. Cytol. et Cytophysiol. Veg., 10, 1—4 : 103—229. — Diannelidis Th. (1944). Über das spontane Vorkommen von diploiden *Allium carinatum*. Österr. Bot. Ztschr. 93, 1—2, 66—72. — Diannelidis Th. (1947). Cytologische Untersuchungen an spotanen diploiden *Allium carinatum*. Österr. Bot. Ztschr., 94, 1—2 : 74—98. — Diannelidis Th. (1951). Cytologische Studien an einigen *Allium*-Arten aus Nord-Griechenland. Portugaliae Acta Biol. Ser. A, 3 : 151—170. — Dietrich I. (1967). Genere *Allium*. Caryotypes de 46 especes en culture (Jardin botanique de Strasbourg), Inf. Ann. Caryosyst. et Cytogen., 1 : 23—26. — Cagneiu A. et R. Linder. (1951). Material pour experimentation et demonstration. Jard. Strasbourg. Ind. Seminum : 13. — Geitler L. (1944). Natürliches diploider *Allium carinatum* Ber. Deutsch. Bot. Ges., 61 : 210—211. — Geitler L. u. E. Tschermak-Woess. (1962). Chromosomale Variation, strukturelle Hybridität und ihre Folgen bei *Allium carinatum*. Österr. Bot. Ztschr., 109 : 150—167. — Heneen W. K. (1963). Cytology of the intergeneric Hibrid *Elymus arenarius*×*Secale cereale*. Hereditas, 49 : 61—77. — Kurabayashi M. (1957). Evolution and variation in *Trillium*. IV. Chromosomal variation in natural populations of *Trillium kamtschaticum* Pall. Jap. Journ. Bot. 16, 1. — Larsen K. (1956). Chromosome studies in some Mediterranean and South European flowering plants. Bot. Not., 109 : 293—307. — Levan A. (1929). Zahl und Anordnung der Chromosomen in der Meiosis von *Allium*. Hereditas, 13, 1 : 20—86. — Levan A. (1937). Cytological studies in *Allium*. VI. The chromosome morphology of some diploid species of *Allium*. Hereditas, 20 : 289—330. — Levan A. (1937). Cytological studies in the *Allium paniculatum* group. Hereditas, 23, 3 : 317—370. — Navashin M. (1934). Chromosome Alterations caused by Hybridisation and their Bearing upon certain general genetic Problems. Cytologia, 5, 2 : 169—203. — Regel E. (1875). Alliorum abhuc cognitorum Monographia. — Stried A. (1969). Variation in the satellite Chromosomes of *Nigella doerfleri* (*Ranunculaceae*). Bot. Not., 122, 1 : 9—19. — Tschermak-Woess E. (1947). Über chromosomale Plastizität der Wildformen von *Allium carinatum* und anderen *Allium*-Arten aus Ostalpen. Chromosoma, 3 : 66—87. — Tschermak-Woess E. (1964). Weitere Untersuchungen zum chromosomalen Polymorphismus von *Allium carinatum*. Österr. Bot. Ztschr., 111, 2—3 : 159—165. — Tschermak-Woess E. u. H. Schiman. (1960). Strukturelle Hybridität und akzessorische Chromosomen bei *Allium pulchellum*. Österr. Bot. Ztschr., 107, 2 : 212—227. — Ved

Brat S. (1965a). Genetic systems in *Allium*. I. Chromosome variation. Chromosoma, 16, 4 : 486—499. — Ved Brat S. (1965б). Genetic systems in *Allium*. III. Meiosis and breeding systems. Heredity, 20, 3 : 323—339.

Высший
сельскохозяйственный институт
им. В. Коларова,
г. Пловдив.

(Получено 27 V 1970).

УДК (23)581.9 : 582.33(597.1)

Т. Поч

ИССЛЕДОВАНИЕ ГОРНОЙ БРИОФЛОРЫ ПРОВИНЦИИ ХАЖАНГ (ДРВ). *HEPATICAE*

С 4 рисунками

T. PÓCS. AN INVESTIGATION OF THE MOUNTAIN BRYOFLORA OF THE HASHANG PROVINCE (DEMOCRATIC REPUBLIC VIETNAM). *HEPATICAE*

Сотрудник Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград) И. В. Грушвицкий собрал в 1963 и 1966 гг. ценный бриологический материал в горных районах Северного Вьетнама. Этот материал был послан для определения автору настоящей статьи, который выражает за это свою благодарность.

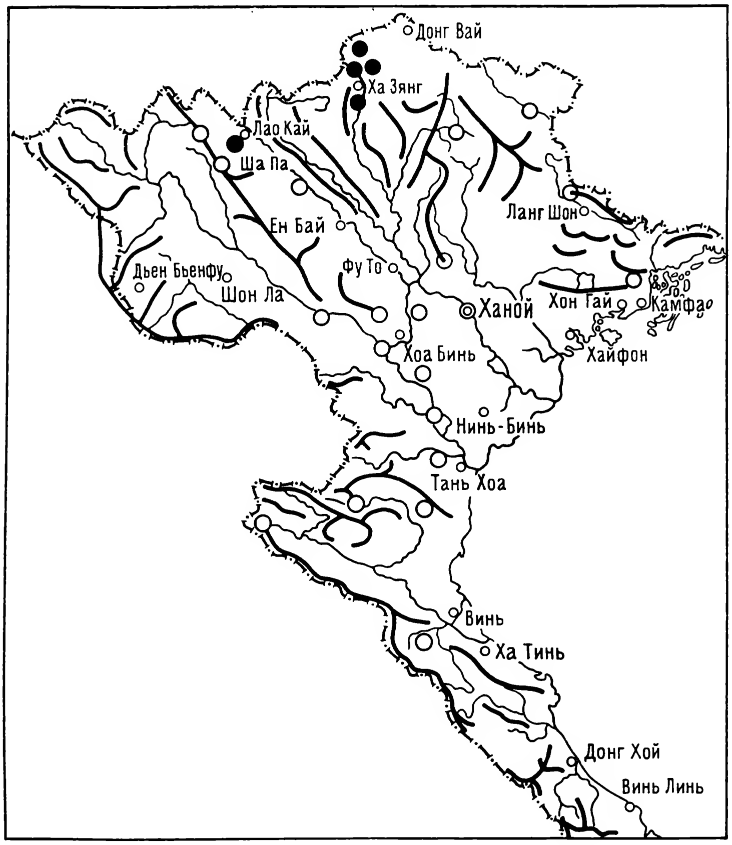


Рис. 1. Места сборов печеночных мхов в Северном Вьетнаме.

Черные кружки — места сборов И. В. Грушвицкого; *белые кружки* — места сборов предшествовавших коллекторов.

Определенные сборы состояли из 100 гербарных единиц, включающих 90 видов, в том числе 50 видов печеночников, обзору которых и посвящена данная статья. Бо́льшая часть этого материала относится к самой северной части горной области Вьетнама — провинции Хажанг (Hā-Giang) — области, о бриофлоре которой еще не имелось никаких сведений. Меньшая часть была собрана в окрестностях Шапа в провинции Лаокай. На рис. 1 отмечены места сборов И. В. Грушвицкого и те места Северного Вьетнама, где работы проводились предшествовавшими исследователями.

Полученные данные значительно изменяют ранее сложившееся представление о бриофлоре Северного Вьетнама; добавились 2[1] новых для науки вида (*Bazzania vietnamica* и *Cololejeunea grushvitzkiana*), 14 видов, новых для всей континентальной Азии (отмечены знаком *** перед названием в перечне), 21 вид, новый для Индокитая или для всего Вьетнама (отмечены знаком **), и 6 видов, новых для Северного Вьетнама (отмечены знаком *). Приняты также следующие обозначения: Хажанг — провинция Хажанг (Hā-Giang) ДРВ; Лаокай — провинция Лаокай (Lāo-Cai) ДРВ; Сев. Вьетнам — часть Вьетнама в границах Бакбо (Bắc-Bộ) — Тонкина; Средн. Вьетнам — часть Вьетнама в границах Чунг-Бо (Trung-Bộ) — Аннама. В скобках указывается общее распространение таксона (вида, разновидности).

ПЕРЕЧЕНЬ ВИДОВ ПЕЧЕНОЧНИКОВ *HEPATICAE*, СОБРАННЫХ И. В. ГРУШВИЦКИМ

*1. *Herberta chinensis* Steph. — Хажанг: моховой лес близ Фобанга, на коре, 1800—2000 м над ур. м., гербарные №№: 21/д, 24/к. (Распр.: Средн. Вьетнам, Юньнань).

**2. *Bazzania angustistipula* Kitagawa — Хажанг: моховой лес близ Фобанга, на коре, 1800—2000 м, № 20/f. (Распр.: Таиланд).

3. *Bazzania tridens* (Reinw., Blume et Nees) Trev. — Хажанг: моховой лес близ Фобанга, на коре, 1800 м, №№ 32a, 35; там же, 200 м, № 14/в. (Распр.: Южн. Индия, Зап. Бенгалия, Ассам, Непал, Сикким, Бутан, Бирма, Таиланд, Сев. и Центр. Вьетнам, Цейлон, Сумбава, Ява, Калимантан, Серам, Китай, о. Тайвань, Япония, п-ов Корея, Нов. Гвинея).

4. *Bazzania tridens* var. *assamica* (Steph.) Pócs. Syn.: *B. assamica* (Steph.) Hatt., *Mastigobryum assamicum* Steph. — Хажанг: моховой лес близ Фобанга, эпифилл, на листе *Hymenophyllaceae* sp., 1800 м, № 32. (Распр.: Ассам, Бирма).

5. *Bazzania fauriana* (Steph.) Hatt. — Хажанг: моховой лес близ Фобанга, на коре, 1800—2000 м, №№ 14/a; 23/a, 24/в, 27. (Распр.: Южн. Япония — Хонсю, Сикоку, Кюсю, Рюкю; о. Тайвань, Сев. Вьетнам).

6. *Bazzania vietnamica* Pócs, Journ. Hatt. Bot. Lab. 32 (1969) — Хажанг; моховой лес близ Фобанга, на ветвях, 1800—2000 м, №№ 23/a, 24/b.

***7. *Acromastigum echinatiforme* (De Not.) Evans. — Хажанг: моховой лес близ Фобанга, на коре, 1800 м, № 33/g. (Распр.: Амбон, Калимантан, Суматра, Филиппинские о-ва).

***8. *Telaranea neesii* (Lindenb.) Fulf. — Хажанг: моховой лес близ Фобанга, эпифилл, 1800, № 33/c. (Распр.: Суматра, Ява, Калимантан, Хальмахера, Нов. Гвинея).

9. *Heteroscyphus argutus* (Nees) Schiffn. — Хажанг: моховой лес близ Фобанга, на коре, 1800 м, № 21/в. (Распр.: вся Индомалезия, Китай, Япония, Австралия, Нов. Зеландия, Океания).

10. *Heteroscyphus communis* (Steph.) Schiffn. — Хажанг: моховой лес близ Фобанга, на коре, 1800 м, № 21/c. (Распр.: вся Индомалезия, Япония, Австралия).

**11. *Heteroscyphus decurrens* (Nees) Schiffn. var. *latifolius* Schiffn. — Хажанг: моховой лес близ Фобанга, на ветвях, 1800 м, №№ 24/e, 36/в. (Распр.: Сингапур, Суматра, Ява, Калимантан, Сумбава,

---

[1] Приводимые цифры охватывают материал как настоящей работы, посвященной печеночникам, так и последующей публикации, подготовленной к печати, касающейся других систематических групп мхов.

Банка, Хальмахера, Серам, Амбон, Пенанг, Фиджи, Самоа, Гавайские о-ва).

*12. *Chandonanthus hirtellus* (Web.) Mitt. — Хажанг: моховой лес близ Фобанга, на ветвях, 1800—2000 м, № 24/1. (Распр.: Сент-Томас, о. Бурбон, Мадагаскар, континент. Африка, Индия, Непал, Бирма, Ява, Цейлон, Лусон, Южн. и Вост. Китай, Южн. Япония, Самоа, Таити, Австралия, Нов. Гвинея).

**13. *Chandonanthus hirtellus* var. *birmensis* (Steph.) Kitagawa. Syn.: *Ch. birmensis* Steph. — совместно с *Ch. hirtellus*, № 24/1, что подтверждает предположение Китагавы (N. Kitagawa) и Хаттори (S. Hattori) о том, что *Ch. birmensis* является разновидностью *Ch. hirtellus*. *Ch. birmensis* также можно рассматривать как подвид в пределах его распространения в Юго-Восточной Азии. Аналогичное решение вопроса проявляется в интерпретации *Ch. giganteus* в качестве подвида (см. Vanden Berghen, 1965 : 38), который вместе с *Ch. hirtellus* встречается в высокогорьях Вост. Африки и также связан с видом в основной части ареала рядом переходных форм. (Распр. *Ch. hirtellus* var. *birmensis* : Мадагаскар, Гималаи, Бирма, Китай, Южн. Япония, Рюкю, о. Тайвань, Ява, Дальн. Восток СССР).

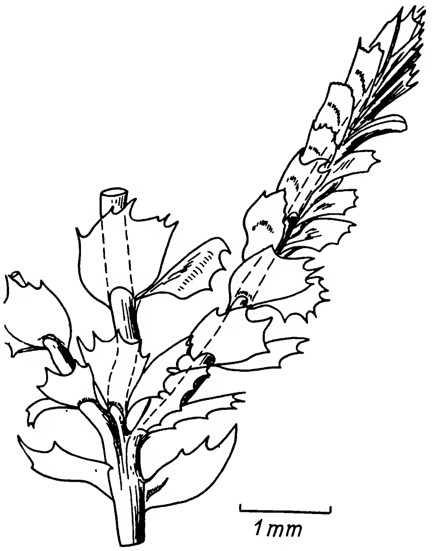


Рис. 2. Мужское «соцветие» *Plagiochilion fimbriatus* (Mitt.) Inoue с дорсальной стороны.

***14. *Anastrophyllum bidens* (Nees) Steph. — Хажанг: моховой лес близ Фобанга, на коре среди других мхов, 2000 м, № 37/d. (Распр.: Ява, Калимантан, Филиппинские о-ва, Япония — о. Яку).

**15 *Jungermannia* (*Plectocolea*) cf. *truncata* Nees ab E. — Хажанг: горный дождевой лес близ Фобанга, на почве, 1400 м, № 13/с. (Распр.: Суматра, Ява, Гималаи).

**16. *Plagiochilion fimbriatus* (Mitt.) Inoue — Хажанг: моховой лес близ Фобанга, на коре среди других мхов, 1800 м, № 20/а; в собранных образцах как мужские, так и женские экземпляры. Поскольку мужской периантий до сих пор не был известен (Inoue, 1964 : 57), мы приводим здесь его изображение (рис. 2).

**17. *Plagiochila acanthophylla* Gott.[1] — Хажанг: моховой лес близ Фобанга, на коре, 1800 м, № 21/а. (Распр.: Ява, Амбон, Япония, Таити). Другие местонахождения в Сев. Вьетнаме — пров. Лаокай: вечнозеленый горный лес близ Шапа, на коре, 1700—1750 м, колл. Поч, №№ 2576/к, 2580/f; пров. Виньйен: Тамдао, на коре и как эпифилл, 900—1000 м, колл. Чан нинь Но № 81; Поч, № 2583; пров. Ниньбинь: Национальный парк Кукфын, на коре, на гниющих стволах, 350—500 м, колл. Поч, Нинь и Бич №№ 3017/а, 3045/f, 3057/f, 3062/g, 3063/b, 3105/b, очень обычен; пров. Хатинь: тропический вечнозеленый дождевой лес близ Хыонгшона, на сланцевых скалах, 350 м, колл. Поч № 2506/h.

**18. *Plagiochila asymmetrica* Steph. — Хажанг: моховой лес близ Фобанга, на коре, 1800 м, № 21/d. (Распр.: Сикким—Гималаи). Другие местонахождения в Сев. Вьетнаме — пров. Лаокай: моховой лес близ Фонгтхо (Phong-tho) в 15 км от Шапа, на коре, 2000 м, колл. Нгуен дан Кхой.

---

[1] За любезно проведенное определение видов *Plagiochila* автор выражает благодарность Х. Иноуэ (H. Inoue, Национальный научный музей в Токио).

19. *Plagiochila fruticosa* Mitt. — Хажанг: моховой лес близ Фобанга, на коре, 2000 м, № 37/с. (Распр.: Сев. и Средн. Вьетнам, Гималаи, о. Тайвань, Япония).

***20. *Plagiochila renitens* (Nees) Nees — Хажанг: моховой лес близ Фобанга, на коре, 1800 м, №№ 21/а, 26/с. (Распр.: Суматра, Ява).

21. *Plagiochila semidecurrens* Lehm. et Lindb. — Хажанг: моховой лес близ Фобанга, на коре, 1800 м, № 26/с. (Распр.: Сев. Вьетнам, Цейлон, Индия, Гималаи, Юньнань, Вост. Китай, о. Тайвань, Филиппинские о-ва, Япония).

22. *Plagiochila subplanata* Inoue — Хажанг: в 7 км к югу от г. Хажанг, на коре, № 46. (Распр.: эндемик).

23. *Schistochila aligera* (N. et Bl.) Schiffn. — Хажанг: моховой лес близ Фобанга, на коре, 2000 м, № 37/а (Распр.: Сев. и Средн. Вьетнам, Ява, Никобарские о-ва, Молуккские о-ва, Суматра, Калимантан, Амбон, Филиппинские о-ва, Нов. Гвинея, Самоа, Каролинские о-ва).

***24. *Schistochila blumei* (Nees) Trev. — Хажанг: моховой лес близ Фобанга, на коре, 1800 м, № 34. (Распр.: Ява, Суматра, Хальмахера, Филиппинские о-ва).

***25. *Schistochila recurvata* Buch. — Хажанг: моховой лес близ Фобанга, на коре, 1800 м, №№ 16/с, 29/а. (Распр.: Ява, Суматра).

26. *Radula acuminata* Steph. — Хажанг: близ г. Хажанга, эпифилл, 120—150 м, моховой лес близ Фобанга, эпифилл, 1800—2000 м, №№ 52/а, 54/в, 66. (Распр.: Сев. и Средн. Вьетнам, Ява, Калимантан, Филиппинские о-ва, Нов. Гвинея).

**27. *Radula aneurysmalis* (Taylor) G. L. N. — Хажанг: моховой лес близ Фобанга, на ветвях, 1800—2000 м, №№ 24/f, 36/d. (Распр.: Тасмания, Гавайские о-ва, Ява, Япония, Китай — Гуандун).

28. *Radula assamica* Steph. — Хажанг: близ г. Хажанга, эпифилл, 120—150 м; моховой лес близ Фобанга, эпифилл, 1800—2000 м, №№ 48, 51, 52/а, d, 57. (Распр.: Сев. Вьетнам, Ассам, Бирма).

***29. *Radula* cf. *obtusiloba* Steph. — Хажанг: моховой лес близ Фобанга, на коре, 1800—2000 м, № 28/в. (Распр.: Япония — Хоккайдо).

30. *Porella perrottetiana* (Mont.) Hatt. — Хажанг: по дороге между г. Хажангом и Фобангом, на коре *Ficus roxburghii*, 700 м, № 63/3/g. (Распр.: Индия, Цейлон, Бирма, Лаос, Сев. Вьетнам, Южн. и Вост. Китай, п-ов Корея, Южн. Япония, Филиппинские о-ва).

31. *Frullania alstonii* Verd. — Хажанг: моховой лес близ Фобанга, на ветвях, 1800—2000 м, №№ 24/m, 36/f. (Распр.: Цейлон, Лахор, Сев. Вьетнам, Южн. Китай).

32. *Frullania ramuligera* (Nees) Mont. — Хажанг: моховой лес близ Фобанга, эпифилл и на ветвях, 1800—2000 м, №№ 24/n, 47а. (Распр.: Ява). Это растение, опубликованное ранее (с некоторым сомнением) под данным именем из Сев. Вьетнама (Pócs и др., 1967 : 30), после более тщательного изучения оказалось относящимся к *F. nodulosa* R. B. et N. Nees. С другой стороны, автор обнаружил *Frullania ramuligera* в дернинке *Meiothecium microcarpum*, собранной Тиксье (P. Tixier) в Далате (Южн. Вьетнам).

**33. *Frullania serrata* Gottsche — Хажанг: моховой лес близ Фобанга, на ветвях, 1800—2000 м, № 24/а. (Распр.: Южн. и Вост. Африка, Сент-Томас, Мадагаскар, Маскаренские о-ва, Цейлон, Суматра, Ява, Филиппинские о-ва, Сулавеси, Молуккские о-ва, Нов. Каледония, Фиджи, Маркизские о-ва).

34. *Frullania tamarisci* ssp. *moniliata* (Reinw., Bl. et Nees) Kamimura forma *F. kamimura* Syn.: *F. makinoana* Steph. — Хажанг: близ г. Хажанг, на коре *Ficus roxburghii*, 700 м, № 63/3/е (*F. tamarisci* ssp. *moniliata* широко распространен: Дальн. Восток СССР, Сахалин; п-ов Корея, Япония, Рюкю, о. Тайвань, Китай, Сев. и Средн. Вьетнам, Суматра, Ява, Цейлон; тогда как данная форма, или скорее ssp. *makinoana*, до сих пор была известна только из Японии).

35. *Ptychanthus striatus* (Lehm. et Lindenb.) Nees — Лаокай: моховой лес Лосытун близ Шапа, на коре, 1600 м, №№ 63/8/а, h. (Распр.: пантропический вид).

36. *Spruceanthus semirepandus* (Nees) Verd. — Хажанг: близ г. Хажанг, на коре *Ficus roxburghii*, 700 м, № 63/3/в. (Распр.: Япония, о. Тайвань, Китай, Сев. Вьетнам, Индия, Ява, Калимантан, Филиппинские о-ва).

37. *Brachiolejeunea sandvicensis* (Gott). Evans — Хажанг: в 10 км к сев.-зап. от г. Хажанг, на коре, № 45/а. (Распр.: Дальн. Восток СССР, п-ов Корея, Япония, Рюкю, о. Тайвань, Китай, Сев. и Средн. Вьетнам, Индия, Гавайские о-ва, Таити).

**38. *Cheilolejeunea birmensis* (Steph.) Pócs n. comb. Syn.: *Strepsilejeunea birmensis* Steph. Spec. Hepat. 5 (1913) : 286—287. — Хажанг: моховой лес близ Фобанга, на ветвях, 1800—2000 м, № 24/h. (Распр.: Бирма).

*39. *Drepanolejeunea japonica* Horik. — Хажанг: моховой лес близ Фобанга, на ветвях и как эпифилл, 1800—2000 м, с перианциями, №№ 24/j, 47/e. (Распр.: Япония, о. Тайвань).

40. *Drepanolejeunea tenuis* (Nees) Schiffn. — Хажанг: моховой лес близ Фобанга, на ветвях и как эпифилл, 1800—2000 м, №№ 24/f, 36/g, 47/g. (Распр.: Сев. и Средн. Вьетнам, Ява, Суматра, Филиппинские о-ва, Калимантан, Китай, о. Тайвань, Рюкю, Япония).

***41. *Lejeunea boninensis* Horik. — Лаокай: Лосытун близ Шапа, на коре, 1600 м, №№ 63/4/h, с. (Распр.: Южн. Япония, о-ва Бонин, Рюкю).

*42. *Lejeunea flava* (Schwarz) Nees — Лаокай: Лосытун близ Шапа, на коре, 1600 м, № 63/4/c. (Распр.: пантропическое).

43. *Microlejeunea cucullata* Reinw. (Bl. et Nees) Steph. — Хажанг: моховой лес близ Фобанга, на коре, 1800 м, № 16/в. (Распр.: Сев. и Средн. Вьетнам, Ява, Филиппинские о-ва, Нов. Гвинея, Нов. Зеландия, Фиджи, Норфольк, Гавайские о-ва, Таити, Мадагаскар).

44. *Microlejeunea punctiformis* (Tayl.) Spruce — Хажанг: моховой лес близ Фобанга, на коре и как эпифилл, 1800—2000 м, №№ 16/d, 47/n. (Распр.: Цейлон, Индия, Сев. Вьетнам, Южн. и Вост. Китай, о. Тайвань, Япония).

45. *Cololejeunea* (*Leptocolea*) *grushvitzkiana* Pócs sp. n. — Cololejeuneae (Leptocoleae) denticulatae, yunnanensis et khanii affinis, sed a *C. denticulata* differt dentibus primis permagnis, dentibus secundis subnullis; a *C. junnanensis* differt lobulis brevioribus et inflatis, a *C. khanii* differt stylis unicellularis et perianthis pyriformis, non auriculatis. Cololejeuneae (Pedinolejeuneae) yoshinaganae habitu simillima, sed papillis hyalinis basalibus bene differt.

Exemplum holotypi in Herb. Academiae Agriensis Paedagogicae, Hungaria (EC) est positum. Isotypus in Herb. Inst. Bot. Acad. Sci. URSS (LE) est (fig. 3).

Бледно-зеленое, эпифильное растение, стебель 5—10 мм дл., 80 μ в диаметре, с листьями — 1.6—2.2 мм шир. Лист эллиптический, 0.8—1.0 мм дл., 0.4—0.6 мм шир. Край листа неправильно мелкозубчатый, зубцы удалены один от другого на расстояние 3—4 клеток. Краевые клетки 8—10×10—20 μ, срединные 15—20×20—30 μ, клетки основания 25—30×40—60 μ. Стенки клеток не утолщены или слабо пористые, с очень неравномерно развитыми утолщениями. Нижняя лопасть листа вздутая, равна 1/4 или 1/3 дл. верхней лопасти листа. Свободный край нижней лопасти плоский, не загнутый внутрь. Первый зубец очень длинный, в основании с 2—4 клетками, второй — очень маленький или отсутствует. Папиллы всегда расположены на внутренней поверхности основания первого зубца. Столбик (stylus) крупный, но одноклеточный. Перихециальные листья продолговато-ланцетные, мелкозубчатые. Перианций расположен близ основания боковых ветвей, грушевидный, тупозаканчивающийся, с тремя килевыми складками. Складки с гребнем из неравномерно выступающих клеток.

Новый вид отличается от *Cololejeunea denticulata* (Horik.) Hatt. формой и величиной листьев, редкими и мелкими зубчиками, положением перианция, а главное удивительно крупным и длинным верхним первым зубцом. Внешне он более всего похож на *Cololejeunea yunnanensis* (Chen) Pócs, но нижняя лопасть нашего растения не вытянутая, а короткая и ясно вздутая, стенки клеток листа слегка утолщены, первый зубец очень длинный. По форме верхней и нижней лопастей этот вид очень похож на *Cololejeunea khanii* Tixier, но столбик у *C. grushvitzkiana*, подобно вышеупомянутому виду, одноклеточный, а у *C. khanii* — многоклеточный, и периანций не ушковидный или вздутый, а грушевидный с тремя гребнями. По внешнему облику новый вид очень напоминает также *Cololejeunea* (*Pedinolejeunea*) *yoshinagana* (Hatt.) Mizutani, но значительно отличается, как и все виды,принадлежащие к подроду *Leptocolea,* прозрачными папиллами, расположенными не на верхушке первого зубца нижней лопасти, а на внутренней поверхности его основания.

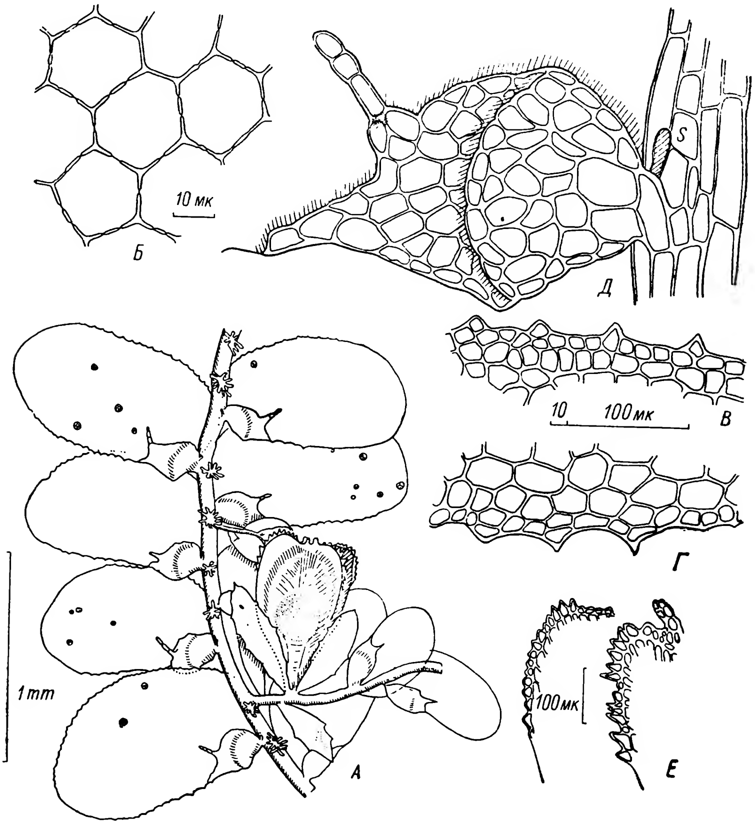


Рис. 3. ***Cololejeunea*** **(*Leptocolea*)** ***grushvitzkiana*** **Pócs sp. n.**

А — общий вид растения с вентральной стороны; *Б* — клетки середины листа; *В* — передний край листа; *Г* — задний край листа; *Д* — нижняя лопасть листа; *S* — столбик (stylus); *Е* — гребни перианция.

Тип — Хажанг: в тропическом дождевом лесу близ г. Хажанга, эпифилл, 120—150 м, колл. И. В. Грушвицкий, № 55. Хранится в Гербарии Педагогического института в г. Эгер (Венгрия). Изотип — в Герб. Бот. инст. АН СССР, в Ленинграде (рис. 3).

Известен только типовой образец (Распр.: по-видимому, эндем).

**46. *Cololejeunea goebelii* (Gott. ex Schiffn.) Schiffn. f. *dolichostyla* (Herz.) Mizut. Syn.: *Leptocolea dolichostyla* Herz., *Physocolea hainanica* Chen — Хажанг: тропический дождевой лес близ г. Хажанг, эпифилл, 120—150 м, № 54/c, d. (Распр.: Южн. Китай: Гуандун, Хайнань, Линькоу, Наньань; Япония: Кюсю. Распр. *C. goebelii*: Южн. Япония, Рюкю, о. Тайвань, Ява).

47. *Cololejeunea* (*Pedinolejeunea*) *formosana* Mizutani var. *ceratilobula* (Chen) Pócs et var. *linearilobula* (Chen) Pócs — Хажанг: моховой лес близ Фобанга, эпифилл, 1800—2000 м, № 49/в. (Распр.: Сев. Вьетнам, Южн. Китай, о. Тайвань, Рюкю, Южн. Япония).

48. *Cololejeunea* (*Taeniolejeunea*) *leonidens* Ben. — Хажанг: моховой лес близ Фобанга, эпифилл, 1800—2000 м, № 47/f. (Распр.: Сев. и Средн. Вьетнам, Малакка, Суматра, Ява, Калимантан).

**49. *Cololejeunea* (*Leptocolea*) *junnanensis* (Chen) Pócs comb. n. (рис. 4). Syn.: *Leptocolea yunnanensis* Chen, Acta Phytotax. Sinica, 9 (1964) : 264, f. 21. Поскольку до сих пор были известны только стерильные растения, на рис. 4 дано изображение перианция этого растения, собранного Грушвицким. Хажанг: моховой лес близ Фобанга, эпифилл, 1800—2000 м, №№ 49/a, d. (Распр.: Юньнань, 800—1100 м). Другие местонахождения во Вьетнаме — пров. Хатан (Ha-Tân) в Средн. Вьетнаме, тропический дождевой лес близ Хыонгшона, эпифилл, 250 м, колл. Поч, 2504/i.

50. *Metzgeria conjugata* Lindl. ssp. *japonica* (Hatt.) Kuwah. — Хажанг: моховой лес близ Фобанга, эпифилл, 1800—2000 м, № 47/c. (Распр.: Дальн. Восток СССР: Сахалин; п-ов Корея, Япония, о. Тайвань, Сев. и Средн. Вьетнам, Гималаи, Суматра, Ява, Филиппинские о-ва).

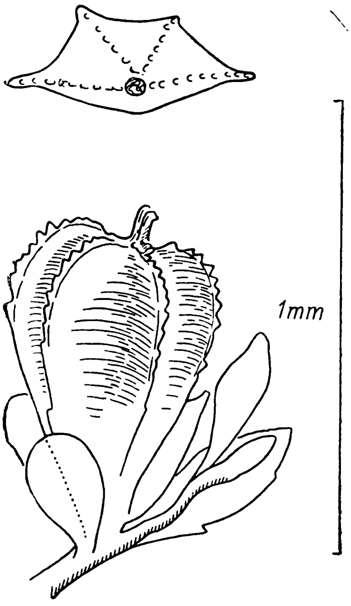


Рис. 4. Перианций *Cololejeunea* (*Leptocolea*) *junnanensis* (Chen) Pócs в двух различных положениях.

ЛИТЕРАТУРА[1]

Зеров Д. К. (1953). Три нові для флори СССР види печіночників з Приморского краю. Бот. журн. АН УРСР, 10, 1. — Зеров Д. К. (1965). Два нові для флори СРСР роди печіночників *Metacalypogeia* (Hatt.) Inoue i *Brachiolejeunea* Spruce з Радяньского Далекого Сходу. Український Бот. журн., 12, 1 : 78—82. — Arnell S. (1956). *Hepaticae* collected by O. Hedberg et al. on the East African Mountains. Arkiv för Bot., ser. 2, 3, 16 : 512—562. — Bonner C. E. B. (1965, 1966). Index Hepaticarum, V. *Delavayella* to *Geothallus*; VI. *Goebeliella* to *Jubula*. 480+739 pp. — Castle H. (1963). A Revision of the genus *Radula*. Part II. Subgenus *Acroradula* Section 6. *Saccatae*. Rev. Bryol. et Lichén., 32 : 1—48. — Chen P. Ch. a. P. Ch. Wu. (1964). Study on epiphyllous liverworts of China (1). Acta Phytotax. Sinica, 9 : 213—276. — Evans A. W. (1934). A revision of the genus *Acromastigum*. Ann. Bryol., Suppl., 3 : 1—178. — Grolle R. (1966). Lebermoose aus Neuguinea 4. *Schistochila*; 5. *Telaranea*. Journ. Hattori Bot. Lab., 29 : 238—252, 279—289. — Hattori S. (1966). *Bryophyta*, *Anthocerotae* and *Hepaticae* in H. Hara: The flora of Eastern Himalaya. : 501—536. — Hattori S. (1967). Studies of the Asiatic species of the genus *Porella* (*Hepaticae*), 1. Some new or little known Asiatic species of *Porella*. Journ. Hattori Bot. Lab., 30 : 129—151. — Inoue H. (1958). The Family *Plagiochilaceae* of Japan and Formosa. I. Journ. Hattori Bot. Lab., 19 : 25—59. — Inoue H. (1964). The genus *Plagiochilion*. Journ. Hattori Bot. Lab., 27 : 51—72. — Inoue H. (1967). Contribution to the knowledge of the *Plagiochilaceae* of Southeastern Asia. X. Supplement to the Synopsis of the Himalayan *Plagiochilae*; XI. New or little known species of *Plagiochila* from North Viet-Nam. Journ. Hattori Bot. Lab., 30 : 119—128; 31 : 297—311. — Kachroo P., R. M. Schuster. (1961). The genus *Pycnolejeunea* and its affinities to *Cheilolejeunea*, *Eusmolejeunea*, *Nipponolejeunea*, *Tuyamaella*, *Siphonolejeunea* and *Strepsilejeunea*. Journ. Linn. Soc. Bot., 56 : 475—510. — Kitagawa N. (1965). A revision of the family *Lophoziaceae* of Japan and its adjacent regions, I, 28 : 239—291. — Kitagawa N. (1966). A revision of the family *Lophoziaceae* of Japan and its adjacent regions. II, 29 : 101—149. — Kitagawa N. (1967). Studies on the *Hepaticae* of Thailand, I. The genus *Bazzania*, with general introduction.

---

[1] Здесь перечислены только цитированные работы или работы по печеночникам, еще не приведенные автором в его предыдущей публикации (Pócs, 1966).

Journ. Hattori Bot. Lab., 30 : 248—270. — Miller H. A., C. E. B. Bonner, H. Bischler. (1967). Studies in *Lejeuneaceae*. VIII. *Microlejeunea* in Asia and Australia. Nowa Hedwigia, 14 : 61—67+2 tab. — Mizutani M. (1961). A revision of Japanese *Lejeuneaceae*. Journ. Hattori Bot., Lab., 24 : 114—302. — Mizutani M. (1967). Studies of the Himalayan species of *Bazzania*. Journ. Hattori Bot. Lab., 30 : 71—90. — Pande S. K. (1936). Studies in Indian liverworts: A review. Journ. Ind. Bot. Soc., 15 : 221—233. — Pande S. K., P. N. Mistra. (1943). Studies in Indian *Hepaticae*. II. On the epiphyllous liverworts of India and Ceylon (1). Journ. Ind. Bot. Soc., 22 : 159—169. — Pande S. K., R. Udar, V. B. Singh. (1960). Genus *Chiloscyphus* (Corda) Schiffner and *Heteroscyphus* Schiffner in India. I. Proc. Nat. Inst. Sc. India, 26 (Suppl.) : 137—147. — Pócs T. (1965). Prodrome de la Bryoflora du Vietnam. Ann. Sci. Acad. Paed. Agriensis, 3 : 459—495. — Pócs T. (1966). Contribution a la Bryoflore du Nord Vietnam, Rev. Bryol. et Lichén., 34 : 799—806. — Pócs T. (1968a). Troisième contribution à la Bryoflora du Nord Vietnam. Récoltes polonaises aux environs de Sapa. Fragm. Flor. et Geobot., 14 : 495—504. — Pócs T. (1968б). The genus *Porella* in Vietnam. Journ. Hattori Bot. Lab., 31. — Pócs T. (1969). A short survey of the *Bazzania* of North Viet-Nam. Journ. Hattori Bot. Lab., 32. — Pócs T., P. Tixier, S. Jovet-Ast Mme. (1967). Seconde contribution à la Bryoflore du Nord Vietnam. Bot. Közlem, 54 : 27—38. — Tixier P. (1966). Bryophytes du Vietnam. Récoltes de A. Pételot et V. Demange du Nord Vietnam (Relictae Henryanae). Rev. Bryol. et Lichén., 34 : 127—181. — Vanden Berghen C. (1965). Hépatiques récoltées par le Dr. J.-J. Symoens dans la région péritanganyikaise. Bull. Soc. Bot. Belg., 98 : 129—174.

Педагогический институт,
г. Эгер, Венгрия.

(Получено 7 VII 1969).

УДК 581.9 (98)

В. В. Петровский

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ НА ОСТРОВЕ ВРАНГЕЛЯ

V. V. PETROVSKY. FLORISTIC FINDS IN THE WRANGEL ISLAND

Во время ботанических исследований на о. Врангеля был апробирован метод флористического прогнозирования. Прогноз нахождения того или иного вида растений на острове давался на основании имеющихся в настоящее время данных о распространении и экологии видов растений арктической Сибири и арктической Америки с учетом сведений о составе современной флоры острова. Было найдено более 30 видов растений, ранее не отмечавшихся на острове, в том числе 3 вида новых для флоры СССР: *Melandrium ostenfeldii*, *Draba groenlandica*, *D. palanderiana*. Последние находки дают основание предполагать, что на острове произрастает еще целый ряд видов, экология которых сходна с экологией видов, ныне найденных.

Исследования последних лет на о. Врангеля значительно расширили представления ботаников о природе острова и богатстве его растительного мира, в частности изучение флоры острова дает много интересных материалов. Максимально полная инвентаризация флороценотических комплексов на о. Врангеля представляет определенный интерес не только для флористов, но может послужить ценным подспорьем для специалистов, занимающихся вопросами истории (Петровский и Юрцев, 1970). В связи с этим одним из основных направлений ботанических исследований на острове явилось возможно более полное и детальное изучение его флоры. Выполнению этой задачи во многом способствует изучение флоры Чукотки, интенсивно ведущееся в последние годы (Тихомиров и Гаврилюк, 1966; Дервиз-Соколова, 1966; Юрцев, 1967). Ботаникогеографические исследования на Чукотке ведутся в основном сотрудниками Лаборатории Крайнего Севера Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Еще один важный фактор, благоприятствующий флорогеографическим работам на крайнем северо-востоке СССР, — появление целого ряда публикаций зарубежных ботаников по флоре разных районов американской Арктики. Среди последних публикаций следует особо отметить прекрасно иллюстрированную и превосходно изданную книгу Э. Хультена «Flora of Alaska and neighboring territories». В процессе ознакомления с характером распространения и экологией видов, встречающихся в восточносибирском и западноамериканском секторах Арктики, нами неоднократно отмечалось, что очертания ареалов и экологическая амплитуда целого ряда арктических растений позволяют предположить их произрастание на о. Врангеля. Опыт такой своеобразной флористической, точнее эколого-географической экстраполяции, удалось провести летом 1969 г. при ботанических работах в центральной и западной частях острова. В своей работе мы использовали предложенный А. И. Толмачевым метод изучения конкретных флор, наиболее отвечающий как задачам исследования, проводимого коллективом флористов Лаборатории Крайнего Севера, так и целям полной инвентаризации флоры острова. Кроме того, при изучении флоры каждого посещавшегося пункта уделялось особое внимание поискам видов, прогнозировавшихся для данного места на основе знакомства с экотопами каждой такой небольшой территории. Были также предприняты поиски видов, для которых имеются литературные данные о их произрастании на острове, но отсутствуют гербарные образцы. К числу таких видов относятся упоминавшиеся Хультеном (Hultén, 1941—1950, 1968) *Dryopteris fragrans, Phippsia concinna, Tofieldia coccinea, Novosieversia glacialis, Silene acaulis, Artemisia globularia* и целый ряд других. Отметим, что пока эти поиски не увенчались успехом.

В течение лета 1969 г. на острове нами были обследованы (с разной степенью детальности) флоры 8 пунктов. Среди флористических находок этого сезона, кроме не идентифицированных в настоящее время довольно многочисленных представителей родов *Papaver, Draba, Taraxacum* и др., оказалось более трех десятков видов, ранее не отмечавшихся во флоре острова. Перечень их с краткими комментариями приводится ниже. Кроме того, в перечень нами включены некоторые виды, выявленные при обработке наших предыдущих сборов (ср. Петровский, 1966) и сборов других коллекторов.

Calamagrostis purpurascens R. Br., небольшая популяция этого вида сохранилась на останцовой скале южного борта долины в верховьях р. Хищников. Нахождение вида на острове предполагалось. Ожидалось, что он может быть встречен на сухих щебнистых склонах южной экспозиции в центральной части острова.

Roegneria borealis (Turcz.) Nevski, вид, оказавшийся обычным во внутренних районах острова — в бассейнах рек Гусиной, Тундровой, Мамонтовой и Неизвестной; часто является доминантом травяных тундр на пологих склонах и вершинах невысоких увалов, сложенных по преимуществу палеозойскими породами. Обилие *R. borealis* бывает настолько значительным, что отдельные группировки могли бы по праву называться регнериево-разнотравными. Из других видов в таких группировках довольно многочисленны *Roegneria villosa, Poa glauca, Artemisia borealis, Androsace bungeana, Braya purpurascens, Puccinellia colpodioides, Draba cinerea.*

Festuca lenensis Drob. оказалась довольно обычной в центральной и западной частях острова — в бассейне рек Мамонтовой, Советской, Хищников. Чаще всего встречается на сухих защищенных террасах южных склонов в сочетании с такими видами, как *Poa glauca, Carex obtusata, Potentilla multifida, P. nivea, Pulsatilla multifida, Androsace septentrionalis, Artemisia furcata, A. borealis* s. l. Экология *F. lenensis* на острове совершенно аналогична той, которая свойственна виду и в основной части ареала этого восточносибирского растения. Сравнительно широкое распространение *F. lenensis* на острове — еще одно свидетельство достаточно высокой степени континентальности современного климата на западе и в центральной части о. Врангеля.

F. vivipara (L.) Sm., этот вид овсяницы оказался довольно обычным в центральной части острова, где он в заметном обилии отмечается на сухих щебнистых склонах и вершинах. По определению П. Г. Жуковой (неопубликованные данные), у наших растений 2n = 28. Анатомическое строение листовой пластинки у этих образцов *F. vivipara* в какой-то мере сходно с таковым у местной *F. brachyphylla* Schult. и *F. auriculata* Drob., но нет никаких особых оснований считать *F. vivipara* таксоном, производным от одного из упомянутых выше видов. Судя по экологии и распространению *F. vivipara* на Чукотском полуострове, этот вид вполне самобытен.

Kobresia sibirica Turcz., обнаружена однажды, но в значительном обилии, в верховьях р. Хищников, где этот вид вместе с *Dryas octopetala* является доминантом в разнотравно-дриадовой группировке на дренированной пойменной террасе реки.

K. simpliciuscula (Wahlenb.) Mack., встречена в нескольких местах в верховьях р. Хищников, главным образом на шлейфах у подножья южных склонов пика Берри. На полосах стока *K. simpliciuscula* довольно обильна и вместе с *Carex atrofusca* и *C. misandra* образует своеобразные осочковые тундры, где нередко отмечаются также куртины *Potentilla biflora*. Несмотря на то, что *K. simpliciuscula* распространена в Арктике отнюдь не повсеместно, нахождение этого вида на острове представлялось нам весьма вероятным.

Carex amblyorhyncha V. Krecz., неоднократно отмечена в заболоченных переувлажненных травяно-моховых группировках в пойме р. Гусиной, где обычно доминирует *Carex stans*. По-видимому, эта осока встречается на острове и в других районах, где имеются участки заболоченных тундр, в частности в низовьях р. Мамонтовой.

C. atrofusca Schk., как и *Kobresia simpliciuscula*, обнаружена пока только на полосах стока по шлейфам пика Берри. По характеру ареала и экологии нахождение *C. atrofusca* на острове также представлялось нам весьма вероятным. После обнаружения этого вида в верховьях р. Хищников нами здесь же были предприняты поиски *Kobresia simpliciuscula* — вида, который очень часто растет совместно с *C. atrofusca.*

C. glareosa Wahlenb., этот вид осоки предполагался нами на острове, и поиски его оказались успешными. На побережье залива Красина *C. glareosa* отмечена неоднократно по берегам лагуны Попова.

C. scirpoidea Michx., оказалась довольно обычным видом на выходах карбонатных пород, преимущественно в хорошо увлажненных местообитаниях на склонах и террасах. Отмечается в заметном обилии на речных террасах и в некоторых типах дриадовых тундр с *Dryas integrifolia*. Нахождение *C. scirpoidea* на острове — самое северное в азиатской части ареала этого вида. Вид прогнозировался нами для острова.

C. subspathacea Wormskj., найдена на сырой приморской террасе к востоку от бухты Роджерс. Наш прогноз в отношении этого вида также подтвердился.

Juncus castaneus Sm., встречен на острове дважды в долине р. Мамонтовой (в ее среднем течении — ниже устья ручья Совиного) среди сырой кустарниково-травяной тундры с господством *Salix lanata*, *Carex lugens* и *C. saxatilis*. Нахождение *J. castaneus* ожидалось на острове, но в гораздо больших масштабах. Несмотря на большие площади благоприятных для этого вида экотопов, найден он пока лишь в одном пункте.

Claytonia vassilievii Kuzen., очень редкое растение, найдено на острове в двух пунктах: в низовьях р. Хищников — на влажной пойме по краям зарастающих галечников и на побережье зал. Красина в районе лагуны Попова — также по краям зарастающих понижений на галечниковых косах. Находка этого вида на острове крайне неожиданна, если учесть, что единственное ранее известное местонахождение *C. vassilievii* расположено на Чукотке в хр. Рарыткин (гора Иргуней). Хультен (Hultén, 1944) в свое время сближал с *C. vassilievii* неидентифицированные растения *Claytonia* sp. из верховий Юкона, впоследствии отнесенные Порсилдом (Porsild, 1951) к описанному им виду *Claytonia bostockii*. Сравнивая типовой экземпляр *C. vassilievii* и растения с о. Врангеля с фотографией типовых образцов *C. bostockii* (Porsild, 1951) и изображением растения этого вида в книге Хультена «Flora of Alaska and neighboring territories», приходишь к мысли, что американские и чукотские растения принадлежат к одному видовому таксону и в случае установления тождества этих видов за ним сохранится приоритетное название кузеневского вида. Факт нахождения редкого и интересного растения в столь отдаленных друг от друга пунктах сам по себе примечателен. По-видимому, из-за своих малых размеров *C. vassilievii* могла часто оставаться незамеченной даже при тщательных флористических сборах. В связи с обнаружением *C. vassilievii* на о. Врангеля будут вполне оправданы поиски этого вида на территориях, расположенных между двумя частями его ареала и на американском материке к северу и северо-востоку от ныне известного ареала *C. bostockii*.

Stellaria crassifolia Ehrh., найдена в большом обилии в заросших термокарстовых воронках на пойме р. Гусиной. Из-за своих малых размеров, по-видимому, часто просматривается коллекторами и считается довольно редким видом в арктической Сибири.

Cerastium arvense **L.**, обильно произрастает в центральных частях острова, в частности в долинах рек Гусиной, Мамонтовой и Неизвестной (главным образом в среднем течении всех трех рек) на теплых, обращенных на юг склонах речных террас и на дренированных сухих поймах. Нахождение этого относительно теплолюбивого лугостепного вида на о. Врангеля — еще одно свидетельство проникновения континентальных элементов на территорию древней Берингии.

Arenaria capillaris Poir., обнаружена в двух пунктах: в низовьях р. Нанук (западное побережье) на сухой аллювиальной террасе и в окрестностях горы Тундровой на вершине невысокого гребня, сложенного темноцветными сланцами. Остров Врангеля — самая северная часть ареала этого американо-сибирского вида.

Melandrium ostenfeldii A. E. Porsild, это растение, собранное нами на пойменной террасе р. Мамонтовой близ ур. Перкаткун, напоминает по облику *M. taimyrense* Tolm., отличаясь, однако, очень интенсивным опушением всего растения и более утолщенными стеблями. По большинству признаков наш экземпляр более всего соответствует описанию, данному для *M. ostenfeldii* Pors. (Porsild, 1943). Растение с о. Врангеля имеет определенное сходство с изображением *M. ostenfeldii*, помещенным в работе Порсилда «Illustrated flora of the Canadian Arctic Archipelago». Еще большее сходство обнаруживается при сравнении нашего образца с образцом *M. ostenfeldii* № 9438 (Pelly Mountains, Yukon; Porsild a. Breitung), фотография которого помещена в работе того же автора «Botany of southeastern Yukon adjacent to the Canol Road.».

Caltha caespitosa N. Schipcz., вид, обильно произрастающий в переувлажненных депрессиях на пойменных террасах р. Мамонтовой (главным образом в нижнем течении), где, наряду с *Hierochloë pauciflora*, *Dupontia fisheri* и *Nardosmia frigida*, *Caltha caespitosa* также выступает в качестве доминанта. По сравнению с широко распространенной на острове *Caltha arctica*, растущей главным образом на минеральных почвах в сырых тундрах и по берегам водотоков и водоемов, *C. caespitosa* отмечается только на переувлажненных торфянистых субстратах. Растения *C. caespitosa*, как правило, миниатюрны, в 3—4 раза меньше, чем средние образцы *C. arctica*. Обильно цветет и плодоносит в условиях острова.

Acontium delphinifolium DC. ssp. ***paradoxum*** (Reichenb.) Hult., собран на южном побережье острова А. Покровским в 1924 г. Хультен (Hultén, 1968) указывает этот вид для о. Врангеля, но нам это растение видеть на острове не удалось.

Batrachium trichophyllum (Chaix) Bosch. ssp. ***lutulentum*** (Perrier et Songeon) Janchen, собран в нескольких озерках и термокарстовых воронках на пойменных террасах р. Гусиной, где произрастает в больших количествах. Размеры растений очень невелики — от 2 до 10 см. Обильно цветет и плодоносит.

Ranunculus pallasii Schlecht., поиски этого ожидавшегося на острове вида увенчались успехом. Он встречен в переувлажненных травяно-моховых группировках на пойме р. Мамонтовой вместе с *Caltha caespitosa.* Растения отличаются небольшими размерами. Цветение отмечалось во второй половине августа, плодоношение не наблюдалось.

Cardamine purpurea Cham. et Schlecht., многочисленные указания на произрастание *C. purpurea* на Чукотке до сих пор не подтверждены ни одной ссылкой на конкретное местонахождение или гербарный образец. Единственным известным нам образцом из пределов СССР является серия растений, собранных в 1954 г. И. С. Сеем на восточном побережье о. Врангеля в бухте Драги.

Draba groenlandica E. Ekman, вид, не упоминавшийся во «Флоре СССР». Отмечен в центральной части острова и во многих пунктах южного побережья. Произрастает на дренированных склонах и террасах главным образом в травяных группировках. Популяция *D. groenlandica* на острове весьма полиморфна — часто встречаются экземпляры, уклоняющиеся либо к *D. hirta*, либо к *D. cinerea.* У вполне типичного образца из окрестностей бухты Сомнительной хромосомное число 2n = 64 (Жукова, 1967), как и у гренландских растений (Jørgensen и др., 1958). Местонахождения *D. groenlandica* на о. Врангеля расположены намного западнее основного ареала этого вида. В связи с этим не исключена возможность, что *D. groenlandica* может быть встречена в западных районах арктического побережья Америки.

D. palanderiana Kjellman, новый для флоры СССР вид, по-видимому, ошибочно отождествлявшийся некоторыми зарубежными исследователями с описанной из низовий р. Лены *Draba caesia* Adams. В пределах СССР отмечен пока только в двух пунктах Чукотского нагорья и на о. Врангеля, где встречается нередко в районах выхода карбонатных пород. Обычные местообитания вида — теплые увлажненные склоны и дренированные поймы речек и ручьев. Растение обращает на себя внимание сравнительно крупными и очень многочисленными сернисто-желтыми цветками.

Chrysosplenium alternifolium L., обнаружен в сырой травяно-моховой тундре на пойменной террасе р. Гусиной. Нахождение вида ожидалось на острове, и, по-видимому, в юго-западной части острова это растение не является редкостью.

Parnassia kotzebuei Cham. et Schlecht., по-видимому, самое северное из известных местонахождений этого чукотско-американского вида выявлено нами на острове в верховьях р. Хищников на двух экотопах — по краю небольшого водотока на склоне и на влажной пойменной террасе р. Хищников близ устья ручья Лагерного.

Potentilla biflora Willd., впервые указана для о. Врангеля Хультеном (Hultén, 1946), но до недавнего времени местонахождение и условия произрастания этого растения на острове оставались неясными. В 1967 г. В. Ф. Шамурин собрал несколько экземпляров *P. biflora* в долине р. Хищников. Летом 1969 г. *P. biflora* была обнаружена в значительном обилии в верховьях р. Хищников на шлейфах южных склонов пика Берри среди кустарничково-осочковых тундр вместе с *Dryas integrifolia, Carex membranacea, C. misandra, C. atrofusca* и др. Впоследствии *P. biflora* была найдена на пойменных террасах в нижнем течении р. Хищников. Эти местонахождения — самые северные из ныне известных. Виденные и собранные нами растения обильно цвели в конце июня — начале августа.

Potentilla hookeriana Lehm., растения этого вида нередко встречаются в центральной части острова, преимущественно на сухих южных склонах. *P. hookeriana* на острове определенно тяготеет к известьсодержащим субстратам, что отмечается и в Северной Америке.

Ramischia obtusata (Turcz.) Frein, небольшая популяция этого вида зафиксирована нами в верховьях р. Хищников, в долине, разделяющей массив Центральных гор и горы Минеева. *R. obtusata* растет здесь среди кассиоповой тундры у подножья южного склона горы, сложенной темноцветными сланцами.

Ledum decumbens (Ait.) Small., около десятка цветущих растений этого вида найдено нами по соседству с местонахождением *Ramischia obtusata* в верховьях р. Хищников. Все растения *L. decumbens* приурочены к полосе контакта кассиоповой тундры с располагающейся выше по склону дриадовой тундрой из *Dryas punctata*. Эта полоса проходит в нижней части склона горы, сложенной темноцветными сланцами. В литературе об о. Врангеля встречаются упоминания о произрастании на нем багульника и даже его «сильно пахнущих при цветении зарослей». Однако существование таких зарослей в условиях острова кажется маловероятным.

Pedicularis amoena Adams, довольно обычное растение в дриадовых тундрах бассейна р. Хищников. В других районах острова пока не встречен. При раскопке корневых систем установлено, что на известняках *P. amoena* паразитирует на *Dryas integrifolia*, а на сланцах — на *D. punctata*. Поскольку до сих пор *P. amoena* был известен лишь на евразиатском континенте, обнаружение его на о. Врангеля в какой-то мере увеличивает вероятность нахождения этого вида и на американском материке.

Aster alpinus L., найден на острове дважды: в нижнем течении ручья Хрустального и в среднем течении р. Неизвестной; оба раза на сухих южных склонах надпойменных террас. В обоих случаях растения *A. alpinus* оказались очень миниатюрными, самое рослое из них не превышало 5 см. В последней декаде августа растения находились в фазе отцветания.

Tripleurospermum phaeocephalum (Rupr.) Pobed., впервые этот вид был собран на острове в 1954 г. близ м. Флоренс на Западном побережье сотрудником гидрографической экспедиции И. С. Сеем. Предполагалось, что растение занесено и находка может считаться уникальной. В 1969 г. растения этого вида во множестве наблюдались на галечниковых косах западного побережья, в частности в районе оз. Комсомол. Найден этот вид и в районе бухты Сомнительной. Виденные и собранные нами образцы в поперечнике достигают 25—30 см. Растения обильно цвели в августе.

Arnica frigida C. A. Mey., оказалось, что этот вид действительно произрастает на острове, летом 1969 г. он был найден в бассейнах рек Гусиной и Хищников. Вполне возможно его нахождение и в других пунктах центральной части острова. *A. frigida*, как правило, встречается на теплых сухих защищенных склонах южных экспозиций в травяных группировках, нередко бок о бок с более обычной *A. iljinii*.

Как уже упоминалось, произрастание на острове целого ряда из перечисленных выше видов ожидалось нами. Если учесть, что цифра «предсказанных» видов составляет по крайней мере одну треть от общего количества впервые найденных на острове, опыт прогнозирования нахождения видов, на наш взгляд, можно расценивать как вполне удовлетворительный.

Однако наверное не меньшее значение имеет тот факт, что большая часть ныне обнаруженных на острове видов не предсказана. Если кратко проанализировать группу вновь найденных растений с точки зрения их географического распространения и экологических характеристик, можно отметить ряд характерных моментов. Прежде всего обращает на себя внимание значительное количество субарктических видов:[1] *Calamagrostis purpurascens, Roegneria borealis, Carex amblyorhyncha, Batrachium trichophyllum* ssp. *lutulentum, Aconitum delphinifolium* ssp. *paradoxum, Chrysosplenium alternifolium, Parnassia kotzebuei, Ramischia obtusata, Ledum decumbens, Pedicularis amoena, Arnica frigida,* а также видов, обычно относимых к бореальной широтно-географической группе: *Festuca lenensis, Cerastium arvense, Arenaria capillaris, Stellaria crassifolia, Aster alpinus*. Растения этих двух категорий составляют почти половину от общего числа. Вполне естественно, что все эти виды далеко не везде на острове находят условия, благоприятные для существования, и являются редкостью. Исключение составляет только *Roegneria borealis*, распространение и ценотическая роль которой на острове обсуждалась выше. Вполне отчетливые группы представляют виды переувлажненных местообитаний — *Carex amblyorhyncha, Caltha caespitosa, Ranunculus pallasii, Stellaria crassifolia, Chrysosplenium alternifolium* и литоральные виды — *Carex glareosa, C. subspathacea, Tripleurospermum phaeocephalum*. Необходимо отметить относительно высокий процент чукотско-американских и узкоберингийских видов. К числу первых относятся *Carex scirpoidea, Melandrium ostenfeldii, Draba groenlandica, Parnassia kotzebuei*, среди вторых — *Aconitum delphinifolium* ssp. *paradoxum, Cardamine purpurea, Draba palanderiana* и, возможно, *Claytonia vassilievii*. Большинство обсуждавшихся видов в силу исторических причин и в связи с современной природной обстановкой на острове имеют узколокальное распространение, что свидетельствует во многих случаях о реликтовом характере местонахождений популяции того или иного вида. Тем не менее следует отметить, что пополнение списка флоры острова последними 34 видами дает основание для новых прогнозов, поскольку целый ряд неожиданных находок в той или иной мере позволяет предполагать произрастание видов растений, сходных по своей экологии и географическому распространению с перечисленными выше. Так, например, достаточно частая встречаемость на острове *Festuca lenensis* наводит на мысль, что в этих районах отнюдь не исключена возможность нахождения *F. auriculata* — вида, произрастающего на материке даже в более жестких условиях, нежели *F. lenensis*. Нахождение на острове *Ranunculus pallasii* и *Batrachium trichophyllum* увеличивает вероятность обнаружения в будущем в сходных условиях *Comarum palustre*, пока не найденного здесь. Что касается обнаружения на острове такого редкого растения, как *Claytonia vassilievii*, то этот факт, по нашему мнению, указывает на возможность произрастания на острове целого ряда видов, известных из горных районов Чукотки и Аляски. Очень вероятно, что среди растений, которые могут быть найдены на острове в будущем, по-прежнему будут преобладать субарктические, главным образом континентальные виды, поскольку природные условия во внутренних районах острова отнюдь не исключают такой возможности. Следует предположить также, что на острове не выявлены исчерпывающе флористические комплексы болотно-тундровой и литоральной фаций.

---

[1] Здесь нами принята широкая трактовка с включением в эту категорию и арктическо-субарктических видов по Б. А. Юрцеву (Юрцев, 1968).

Последние флористические находки, равно как и целый ряд предшествующих (Петровский, 1966), вновь демонстрируют наличие тесных связей флоры острова с флорами близлежащих районов Америки и Азии. Разумеется, современная обстановка на острове для многих растений далеко не так благоприятна, как это было в период, когда территория острова являлась частью материка. И многие виды, сохранившиеся на острове с тех времен, существуют лишь в условиях исключительных, что, конечно, сильно усложняет их нахождение. Обнаружение редких и реликтовых видов на любой территории, в любом районе представляет несомненный интерес для флориста. Тем более это справедливо для островной территории, расположенной в районе, некогда составлявшем часть материка. Именно поэтому в процессе изучения флоры о. Врангеля целесообразно уделить особое внимание планомерным поискам видов, в отношении которых могут быть выдвинуты сколько-нибудь обоснованные прогнозы, и предпринять тщательное обследование местообитаний, на которых наиболее возможно сохранение реликтов. В настоящее время во флоре острова насчитывается более 280 видов сосудистых растений — число весьма высокое для островных флор Арктики. Но можно без преувеличения утверждать, что этот список неполон, ибо один из районов, а именно юго-западная часть острова, представляющая, по нашему мнению, один из наиболее интересных и флористически своеобразных участков, по-прежнему остается необследованным.

ЛИТЕРАТУРА

Дервиз-Соколова Т. Г. (1966). Флора крайнего востока Чукотского полуострова (поселок Уэлен — мыс Дежнева). В кн.: Растения севера Сибири и Дальнего Востока. — Жукова П. Г. (1967). Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР. II. Бот. журн., 52, 7. — Петровский В. В. (1966). Новые флористические находки на острове Врангеля. Бот. журн., 51, 3. — Петровский В. В. и Б. А. Юрцев. (1970). О значении флоры о. Врангеля для реконструкции ландшафтов шельфовых территорий. В кн.: Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. — Тихомиров Б. А. и В. А. Гаврилюк. (1966). К флоре беринговского побережья Чукотского полуострова. В кн.: Растения севера Сибири и Дальнего Востока. — Юрцев Б. А. (1967). Ботаникогеографические исследования на Западной и Центральной Чукотке в 1964—1966 гг. Бот. журн., 52, 7. — Юрцев Б. А. (1968). Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов северо-востока Сибири. — Hultén E. (1941—1950). Flora of Alaska and Yukon, I—X. — Hultén E. (1968). Flora of Alaska and neighboring territories. A manual of the vascular plants. — Jörgensen C. A., Th. Sörensen a. M. Westergaard. (1958). The flowering plants of Greenland. A taxonomical and cytological survey. Biol. Skr. d'Kongel. Dansk. Vid. Selsk., 9, 4. — Porsild A. E. (1943). Materials for a flora of the Continental Northwest Territories of Canada. Sargentia, 4, 1. — Porsild A. E. (1951). Botany of Southeastern Yukon adjacent to the Canol Road. Nat. Mus. Canada. Bull. 121. — Porsild A. E. (1957). Illustrated flora of the Canadian Arctic Archipelago. Nat. Mus. Canada, Bull. 146.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 27 II 1970).

УДК 511.1 : 576.312/.38 : 582.675.1 (470.23)

В. В. Бочанцева

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА НЕКОТОРЫХ ЛЮТИКОВЫХ ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

V. V. BOCZANTZEVA. CHROMOSOME NUMBERS OF CERTAIN *RANUNCULACEAE* OF THE LENINGRAD REGION

1. *Anemone nemorosa* L. 2n = 30.

а) Ленинградская область, ст. Можайская, дудергофские высоты, восточный склон Петровской горы, 9 V 1968, В. В. Бочанцева.

б) Ленинградская область, ст. Старый Петергоф, верхняя терраса, парк Биологического института Ленинградского университета, 7 V 1968, В. В. Бочанцева.

в) Ленинградская область, Карельский перешеек, между ст. Сосново и ст. Петяярви, северный склон оза, бор брусничник, 20 V 1968, В. В. Бочанцева.

2. *Anemone ranunculoides* L. 2n = 30.

а) Ленинградская область, ст. Старый Петергоф, нижняя терраса, черноольшатник по берегу ручья, 16 V 1969, В. В. Бочанцева.

3. *Hepatica nobilis* Mill. 2n = 14.

а) Ленинградская область, ст. Можайская, дудергофские высоты, южный склон Петровской горы, 2 V 1969, В. В. Бочанцева.

Гербарные экземпляры исследованных растений хранятся в Гербарии Ботанического института АН СССР.

Ленинградский
государственный
университет.

(Получено 27 VIII 1970).

УДК 576.16 : 582.29(470.51)

В. А. Тычинин

РЕДКИЕ И НОВЫЕ ВИДЫ ЛИШАЙНИКОВ УДМУРТИИ

V. A. TYCHININ. RARE AND NEW SPECIES OF LICHENS INDIGENOUS TO THE UDMURTIAN A. S. S. R.

Приводится 5 новых для Удмуртии видов лишайников, нахождение которых в средней лесной полосе представляет определенный географический интерес.

При определении коллекций лишайников Удмуртского педагогического института, собранных на территории Удмуртской АССР, мы обнаружили несколько редких и новых для Удмуртии видов: *Usnea cavernosa* Tuck., *Cladonia ectocyna* (Ach.) Nyl., *Peltigera horizontalis* (Huds.) Baumg., *Parmelia vagans* Nyl. и *Cornicularia tenuissima* A. Zahlbr.

Нахождение данных видов в Удмуртии представляет определенный флористический интерес, так как *Usnea cavernosa, Cladonia ectocyna* и *Peltigera horizontalis* являются довольно редкими видами не только для Удмуртии, но и для всей средней полосы европейской части СССР. Кроме того, распространение этих видов связано главным образом с горными, приполярными или степными областями и нахождение их в лесной зоне интересно также в географическом отношении.

Usnea cavernosa найдена на ветвях ели в ельнике-зеленомошнике в окрестностях дер. Б.-Можга Вавожского района. А. М. Окснер (1944) относит этот вид к ното-бореальному географическому элементу.

U. cavernosa распространен в лесном поясе гор (1500—1800 м над ур. м.) Америки, Европы и Азии (Motyka, 1936—1938). На территории СССР М. П. Томин (1937) отмечает местонахождение данного вида в Омской области, Восточной Сибири и на Алтае. Мотыка указывает также местонахождения на Сахалине, Кавказе, Сев. Урале, в Башкирии и Оренбургской области.

Cladonia ectocyna найдена на почве в лишайниковом сосняке в окрестностях дер. Виняшур-Бия Селтинского района. Этот вид относится к мультирегиональному географическому элементу с монтанно-гипоарктическим типом ареала (Окснер, 1968). Он известен в Европе, Азии, Сев. Америке и Новой Зеландии. В европейской части СССР отмечен в Прибалтике, Карелии, Мурманской и Архангельской областях и на Украине.

Peltigera horizontalis найдена у основания замоховелого елового пня в пихтово-еловом лесу близ дер. Зура Игринского района. Данный вид является мультирегиональным, встречается в Европе, Азии, Африке, Сев. Америке и на о. Тасмания. В Голарктике *P. horizontalis* является монтанным видом и обитает главным образом в горах, но встречается и на равнине (Голубкова, 1966). В европейской части СССР встречается на Кавказе, Украине, в Карелии, Эстонии, Ленинградской и Московской областях.

Parmelia vagans найдена на вершине холма среди выгоревшего на солнце травянистого покрова у дер. Чеганда Каракулинского района. Распространение *P. vagans* связано главным образом с зоной степей; данный вид является обычным в степной полосе европейской части СССР и указывается для многих областей. Территория Удмуртии располагается в основном в лесной зоне, но ее южная часть, граничащая с Башкирией и Татарией, относится уже к лесостепной подзоне. Сюда заходит ряд степных травянистых элементов (ковыль и др.). Здесь и была найдена *Parmelia vagans.*

Cornicularia tenuissima найдена в лишайниковом сосняке на почве в окрестностях дер. Виняшур-Бия Селтинского района. Этот вид относится к группе биполярных лишайников (ното-бореальный географический элемент) и широко распространен в холодно-умеренных областях северного и южного полушария (Окснер, 1944; Голубкова, 1965). В отличие от предыдущих видов *C. tenuissima* более распространена в лесной зоне европейской части СССР и указывается для многих областей.

Пользуясь случаем, выражаю свою признательность сотрудникам отдела споровых растений Ботанического института АН СССР Н. С. Голубковой и К. А. Рассадиной, а также А. В. Домбровской за помощь при проверке определений видов лишайников.

ЛИТЕРАТУРА

Голубкова Н. С. (1965). Географический анализ лихенофлоры Верхне-Волжского флористического района. В сб.: Новости систематики низших растений. — Голубкова Н. С. (1966). Определитель лишайников средней полосы европейской части СССР. — Окснер А. Н. (1944). О происхождении ареала биполярных лишайников. Бот. журн., 29, 6. — Окснер А. М. (1968). Флора лишайників України, 2, 1. — Томин М. П. (1937). Определитель кустистых и листоватых лишайников СССР. — Motyka J. (1936—1938). Lichenum generis Usnea studium monographicum. Leopoli.

Удмуртский
государственный
педагогический институт,
Ижевск.

(Получено 23 II 1970).

УДК (253)582.632.2 (470.67)

П. Л. Львов

РЕГИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ РЕДКОЛЕСИЙ ДУБА *QUERCUS MACRANTHERA* FISCH. ET MEY. В ДАГЕСТАНЕ

P. L. LJVOV. REGIONAL SPECIFIC FEATURES OF SPARSE OAK (*QUERCUS MACRANTHERA* FISCH. ET MEY.) WOODS IN DAGHESTAN

Описываются высокогорные дубравы из дуба восточного *Quercus macranthera*, сохранившиеся в верхних предгорьях и в высокогорном сланцевом Дагестане. Произрастают они в различных экологических условиях, контактируют с разными типами растительности, что сказывается на их видовом составе и строении. Парковые дубравы верхних предгорий характеризуются высоким и густым травостоем, в его составе есть лесные и субальпийские луговые виды. В дубовых редколесьях высокогорного сланцевого Дагестана возрастает роль подлеска, травостой более ксерофильный, изреженный, чисто лесные элементы почти отсутствуют, имеются виды нагорно-ксерофитной и скальной флоры. Кратко охарактеризованы выделенные ассоциации высокогорных дубрав верхних предгорий и высокогорного Дагестана; отмечено сходство и различие между ними и лесами из дуба восточного в Закавказье.

Дубовые леса Дагестана изучены хуже по сравнению с дубняками других ботанико-географических районов. Лишь в последние годы появились публикации, посвященные геоботаническому и типологическому изучению дубовых лесов (Львов, 1961, 1964, 1965; Соловьева, 1965, 1966; Магомедмирзаев, 1966; Абачев, 1968; Остапенко, 1968).

Между тем изучение дубовых лесов Закавказья и северо-западного Кавказа началось еще в 30-х годах, и им посвящена обширная литература (Малеев, 1936; Соколов, 1936; Поварницын, 1940; Грудзинская, Медведев, 1949; Долуханов, 1949, 1955; Степанов, 1952; Грудзинская, 1953; Гулисашвили, 1953; Елагин, 1953; Бандин, 1954; Прилипко, 1954; Махатадзе, 1957, 1961).

Дубовые леса составляют около 35% площади лесного фонда Дагестана. Встречаются они на низменности, в предгорном и горном Дагестане. Основные массивы дубовых лесов сосредоточены в предгорьях, а на низменности и в горном Дагестане они представлены отдельными островками.

В распределении различных формаций дубового леса отчетливо проявляется вертикальная поясность. Так, дубовые леса, образованные *Quercus robur* L., приурочены к долинам и дельтам рек засушливой низменности; их развитие обусловлено здесь близким уровнем грунтовых вод. В сухих предгорьях (250—500 м над ур. м.) с аридным климатом на щебнисто-каменистых почвах наблюдаются редколесья из *Q. pubescens* Willd. и *Q. petraea* Liebl. Основные массивы дубовых лесов, образованных *Q. petraea* с примесью *Q. iberica* Stev. и *Q. robur*, развиваются в среднегорном поясе (500—1000 м) на лесных коричневых почвах в условиях умеренно теплого климата. В верхнем горном поясе Каспийского Дагестана (от 1200—1350 до 1600 м) на фоне послелесных и субальпийских лугов встречаются парковые редколесья из *Q. macranthera* Fisch. et Mey. Наконец, восточнодубовые редколесья встречаются в высокогорном сланцевом Дагестане на высоте 1800—2100 м.

Наиболее подробно изучены в геоботаническом и типологическом отношении дубовые леса равнинного и предгорного Дагестана (Львов, 1961, 1964, 1965; Соловьева, 1965, 1966). Слабо изучены дубняки верхних предгорий и высокогорного сланцевого Дагестана. В печати отсутствуют геоботанические описания дубовых редколесий горного Дагестана. Между тем парковые дубравы из дуба восточного весьма декоративны и выполняют важные почвозащитные и водоохранные функции. Поэтому изучение их своеобразия и особенностей имеет важное теоретическое и практическое значение.

Как сказано, восточнодубовые парковые редколесья встречаются отдельными участками или пятнами в верхних предгорьях и в высокогорном сланцевом Дагестане. В верхних предгорьях они занимают обычно северные склоны на высоте от 1200—1350 до 1600 м и, перемежаясь с березняками, образуют верхнюю границу лесной растительности. В высокогорном районе древостои из дуба восточного формируются на высоте от 1800 до 2100 м преимущественно на южных и юго-восточных склонах, чередуясь с остепненными лугами и луговыми степями. В долинах Аварского и Андийского Койсу сохранились дубово-сосновые редколесья с *Juniperus polycarpos* C. Koch на высоте 1300—2100 м.

В отличие от Дагестана в Закавказье дуб восточный образует как парковые редколесья, так и крупные лесные массивы с высокобонитетным древостоем; лесные массивы дуба имеются в восточном и южном Закавказье, включая Талыш и южные склоны Главного Кавказа. В южной Армении дуб восточный является основной лесообразующей породой. Вертикальное распространение его в Закавказье наблюдается от 1350—1450 до 2700 м над ур. м.

Кратко охарактеризуем парковые редколесья из дуба восточного на южных склонах высокогорного сланцевого Дагестана и восточнодубовые редколесья северных склонов верхних предгорий.

В высокогорном сланцевом Дагестане дуб восточный встречается в долинах Самура, Андийского и Аварского Койсу, однако только в верховьях Койсу он образует формацию. Относительно большие площади занимают восточнодубовые редколесья в Бежтинской депрессии. Дуб восточный образует чистые и смешанные древостои с *Pinus sosnowskyi* Nakai, *Carpinus caucasica* Grossh., *Betula litwinowii* Doluch., *Fagus orientalis* Lipsky, а в долине Аварского Койсу в качестве примеси местами встречается *Juniperus polycarpos*. Формируются дубовые редколесья на сухих щебнисто-каменистых почвах, чередуясь с остепненными лугами.

На южных склонах высокогорного сланцевого Дагестана нами выделены группы ассоциаций и ассоциации парковых дубрав, приводим их описание.

Дубово-сосновые редколесья с участием можжевельника многоплодного. Впервые на произрастание в верховьях Андийского Койсу *Q. macranthera* и *Juniperus polycarpos* обратил внимание Н. А. Буш (1905). В связи с этим Н. И. Кузнецов (1910) писал, что следовало бы обратить особое внимание на распространение в Дагестане можжевельника многоплодного (стр. 235). И. И. Тумаджанов (1966), открывший древнюю пустыню в Нагорном Дагестане, отмечает: «Мы рассматриваем фрагменты этой пустынной флоры как отдельные звенья некогда единой цепи событий, связывающей ее с уцелевшим в бассейне того же Андийского Койсу арчевым редколесьем из *Juniperus polycarpos* C. Koch и целым рядом других элементов средиземноморско-переднеазиатской степной и древесно-кустарниковой флоры» (стр. 790).

В долине Аварского Койсу (ниже слияния рек Джурмут и Хзанор) по щебнисто-каменистому левому берегу тянутся полосой дубово-сосновые редколесья, местами с можжевельником многоплодным. Лесообразующими породами являются сосна Сосновского (ее стволы достигают 10 м высоты при диаметре 20 см) и дуб восточный (высота 8 м, диаметр 40 см). Сомкнутость крон 0.3—0.4; семенное возобновление дуба отсутствует. Местами наблюдаются деревца можжевельника многоплодного, а из кустарников — *Juniperus oblonga* M. B., *Celtis caucasica* Willd., *C. glabrata* Stev., *Ephedra procera* Fisch. et Mey., *Onobrychis cornuta* (L.) Desv., *Cerasus incana* (Pall.) Spach, *Lonicera iberica* M. B., *Berberis vulgaris* L., *Cotinus coggygria* Scop., *Cotoneaster racemiflora* (Desf.) C. Koch, *Rhamnus pallasii* Fisch. et Mey., *Eurotia ceratoides* (L.) C. A. Mey.

В составе травяно-кустарничкового покрова встречаются элементы нагорно-ксерофитной и горно-степной растительности: *Andropogon ischaemum* L., *Festuca sulcata* Hack., *Poa angustifolia* L., *Phleum phleoides* (L.) Simonk., *Koeleria gracilis* Pers., *Salvia canescens* C. A. Mey., *S. verticillata* L., *Gypsophila capitata* M. B., *G. tenuifolia* M. B., *Teucrium polium* L., *T. chamaedrys* L., *Galium verum* L., *Silene compacta* Fisch., *Asperula humifusa* (M. B.) Bess., *Pyrethrum roseum* (Adam) M. B., *Artemisia absinthium* L., *Convolvulus arvensis* L.

Группа дубово-сосновых редколесий объединяет ряд мелких ассоциаций, различающихся по составу кустарников и доминированию тех или иных компонентов травяного покрова. Выделены следующие ассоциации: 1) Quercus macranthera+Pinus sosnowskyi+Juniperus polycarpos—Salvia canescens; 2) Quercus macranthera+Pinus sosnowskyi—Juniperus polycarpos—Festuca sulcata; 3) Quercus macranthera+Pinus sosnowskyi—Ephedra procera+Juniperus oblonga—Pyrethrum partenifolium.

Смешанные разнотравные дубовые редколесья высокогорного Дагестана. Характерными местообитаниями этой группы дубняков являются крутые, до 35—45°, южные склоны левого берега р. Хзанор со слабым маломощным почвенным покровом и выходами материнских пород. Здесь на значительном протяжении выделяются пятна высокогорных дубрав из дуба восточного. Его стволы достигают 7—10 м высоты при диаметре 12—17 см с сомкнутостью крон 0.2—0.5; семенное возобновление отсутствует. К дубу примешиваются единичные особи *Carpinus caucasica* (H=10 м, D=25 см), *Pinus sosnowskyi* (H=8 м, D=10 см), *Fraxinus excelsior* L. (H=5 м, D=7 см), *Betula litwinowii* Doluch. (H=6 м, D=12 см), *Acer trautvetteri* Medw. (H=5 м, D=7 см). В подлеске редкими группами растут *Juniperus oblonga*, *J. sabina* L., *J. depressa* Stev., *Rosa oxyodon* Boiss., *Berberis vulgaris* L., *Spiraea hypericifolia* L., *Cotoneaster multiflora* Bge.

В травяно-кустарничковом покрове (покрытие 30—40%) доминируют лесолуговые и лесостепные виды, а также виды скальных группировок: *Silene compacta* (местами создает фон), *Pyrethrum roseum* (cop.$_1$), *Koeleria gracilis*, *Bromus riparius* Rehm., *Phleum phleoides*, *Poa angustifolia*, *Fragaria vesca* L., *Teucrium chamaedrys*, *T. orientale* L., *Thymus collinus* M. B., *Coronilla varia* L., *Galium verum*, *Campanula rapunculoides* L., *Sedum gracile* C. A. Mey., *S. oppositifolium* Sims., *Gypsophila tenuifolia*, *Hippomarathrum microcarpum* (M. B.) B. Fedtsch., *Artemisia absinthium.*

В данной группе выделены ассоциации: 1) Quercus macranthera+Carpinus caucasica+Pinus sosnowskyi—Juniperus oblonga—Pyrethrum roseum, по крутым склонам на высоте 1700—1800 м; 2) Quercus macranthera+Betula litwinowii+Pinus sosnowskyi—Juniperus sabina—Silene compacta, по пологим склонам на высоте 1800—1900 м; 3) Quercus macranthera+Acer trautvetteri+Pinus sosnowskyi—Juniperus depressa—Salvia verticillata, по крутым каменистым склонам на высоте 1900—2000 м.

Чистые злаково-разнотравные дубовые редколесья. Встречаются в Бежтинской депрессии на высоте 1900—2100 м над ур. м. Выделены две ассоциации.

Ассоциация Quercus macranthera—Poa angustifolia с субальпийским ксерофитным разнотравьем. Формируется на развитых суховатых почвах в сочетании со щебнисто-каменистыми участками на южных и юго-западных склонах крутизной 40°, на высоте 1900 м. Древостой из дуба восточного, его стволы достигают 8 м высоты при диаметре 20 см; сомкнутость крон 0.3—0.4. Семенного возобновления не наблюдается. В подлеске единична *Rosa corymbifera* Borkh.

В травяном покрове (покрытие 20%) доминируют *Poa angustifolia* (cop.$_2$), *Phleum phleoides* (cop.$_1$), *Galium valantioides* M. B. (cop.), *Sedum gracile* (cop.), *Teucrium chamaedrys* (cop.$_1$), *Trifolium medium* L. (cop.$_1$), *T. strepens* Grantz (cop.). Кроме того, отмечены *Thymus collinus*, *Bryza media* L., *Achillea millefolium* L., *Clinopodium vulgare* L., *Fragaria vesca*, *Hypericum perforatum* L., *Origanum vulgare* L., *Pyrethrum parthenifolium, Salvia verticillata, Silene compacta.*

Ассоциация Quercus macranthera — Poa angustifolia с субальпийским мезофитным разнотравьем. Формируется на маломощных темно-серых почвах южного склона крутизной 40°. Древостой из дуба восточного с сомкнутостью крон 0.4—0.5. В подлеске единично встречаются *Juniperus oblonga* и *J. depressa.* В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 25%) доминируют *Poa angustifolia* (cop.$_2$), *Trifolium canescens* Willd. (cop.$_1$), *Sedum gracile* (cop.$_1$). В обилии sp.—sol. отмечены *Agrostis capillaris* L., *Aconitum pubiceps* (Rupr.) Trautv., *Geranium platypetalum* Fisch. et Mey., *Hypericum perforatum*, *Pedicularis condensata* M. B., *Cardamine impatiens* L., *Chaerophyllum caucasicum* (Fisch.) Schischk., *Lapsana communis* L.

В верхних предгорьях дуб восточный встречается в виде примеси в буковых и грабовых лесах, а также участвует в образовании дубово-березовых и дубовых редколесий на высоте 1200—1350—1600 м над ур. м. Парковые дубравы и березовые рощи встречаются небольшими пятнами на верхней границе лесной растительности, на фоне послелесных и субальпийских лугов. Они сохранились на склонах Гимринского хребта, в Хивском, Табасаранском, Казбековском и других районах республики. Формируются на горнолуговых или бурых горнолесных почвах обычно северных склонов. В таких редколесьях стволы дуба восточного корявые, суковатые, достигают 8—12 м высоты; производительность древостоя низкая, семенное возобновление обычно отсутствует. Из древесных пород в нижней части полосы, кроме дуба, в виде незначительной примеси встречаются *Betula litwinowii, Sorbus aucuparia* L., *Carpinus caucasica* и изредка *Acer trautvetteri* Medw.

На верхнем пределе находятся чистые парковые дубравы. Подлесок развит слабо и представлен кустами и куртинами *Rhododendron luteum* Sweet, *Rosa oxyodon*, *Viburnum lantana* L., *Corylus avellana* L.

Редкий древостой, отсутствие подлеска способствуют развитию густого травяного покрова. В нем имеются лесные и опушечные виды и виды послелесных и субальпийских лугов. Приводим краткое описание выделенных ассоциаций.

Смешанные разнотравные парковые дубравы верхних предгорий. Приурочены к бурым горнолесным почвам пологих северных склонов. Помимо дуба восточного в состав древостоя входят граб кавказский, береза Литвинова, рябина обыкновенная, клен высокогорный (редко). В подлеске — *Rhododendron luteum*, *Viburnum lantana*, *Corylus avellana* (редко).

В видовом составе травостоя наблюдаются лесные и лесолуговые виды, а также и виды субальпийских лугов.

В данной группе выделено несколько ассоциаций.

Ассоциация Quercus macranthera+Carpinus caucasica—Corylus avellana—Pyrola rotundifolia. Приурочена к бурным горнолесным почвам северного склона в окрестностях селения Кирцик Кайтагского района. В составе древостоя доминирует дуб восточный 7 м высоты и 11 см в диаметре с раскидистой кроной. К дубу присоединяются граб кавказский, груша, ольха серая и береза Литвинова (3 экземпляра). Возобновление порослевое. В выраженном подлеске встречаются *Corylus avellana*, *Viburnum opulus* L., *Rosa oxyodon*, *Rhododendron luteum*.

Травяной покров густой, покрытие 100%. В его составе лесные и лесолуговые виды и виды субальпийских лугов, доминирует *Pyrola rotundifolia* L., она покрывает до 30% почвы. Были отмечены также *Asperula odorata* L., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Poa nemoralis* L., *Rubus saxatilis* L., *Primula macrocalyx* Bge., *Solidago virgaurea* L., *Lysimachia vulgaris* L., *Astrantia biebersteinii* Trautv., *Betonica grandiflora* Willd.

Ассоциация Quercus macranthera + Betula litwinowii — Rhododendron luteum — Anemone fasciculata. Приурочена к увлажненным местам верхней части северо-восточного склона горы, возвышающейся над селением Хив. На темно-коричневой луговолесной почве поляны, переходящей в послелесной луг, разбросаны деревца дуба восточного и березы Литвинова. Отдельные стволы березы достигают высоты 12 м и диаметра 22 см, а стволы восточного дуба — высоты 8 м и диаметра 10 см. Они находятся на значительном расстоянии друг от друга и не образуют сомкнутого полога. Наряду с деревцами попадаются кусты березы высотой 4—5 м порослевого происхождения. Отмечены также деревца *Salix caprea* высотой 7 м и диаметром 10 см, кустообразные особи кавказского граба и единичные всходы дуба и березы. Между названными деревьями выделяются кусты желтого рододендрона, усеянные золотисто-желтыми цветками. Других кустарников не отмечено.

В густом травостое (покрытие 100%) бросаются в глаза белые и белорозовые пятна *Anemone fasciculata* L. Травяной покров по своему облику и отчасти по флористическому составу имеет сходство с субальпийскими лугами. Помимо ветреницы, из субальпийских элементов здесь были отмечены в обилии sp.—sol.: *Trollius patulus* Salisb., *Ranunculus oreophilus* M. B., *Geranium depilatum* (Somm. et Lev.) Grossh., *Senecio brachychaetus* DC., *Primula amoena* M. B., *Betonica grandiflora* Willd., *Primula auriculata* Lam., *Anthoxanthum odoratum* L.

Из видов лесной, опушечной и луговой флоры здесь найдены *Aruncus vulgaris* Raf., *Luzula subpilosa* Gilib., *Chaerophyllum maculatum* Willd., *Potentilla erecta* (L.) Hampe, *Geranium sanguineum* L., *Primula macrocalyx* Bge., *Poa nemoralis* L., *Polygonatum verticillatum* (L.) All.

Ассоциация Quercus macranthera + Carpinus caucasica + Acer trautvetteri — Serratula quinquifolia. На бурых горнолесных почвах юго-западного склона, на высоте 1150 м в окрестностях селения Буртунай Казбековского района. Основу древостоя составляют деревья дуба восточного, его стволы достигают 20 м высоты при диаметре 70—80 см. Семенное возобновление неудовлетворительное. К дубу единично примешены: *Fagus orientalis*, *Carpinus caucasica*, *Acer trautvetteri*, *A. campestre* L., *Fraxinus excelsior*, *Pyrus caucasica* An. Fed. Сомкнутость крон 0.3. Подлесок отсутствует.

В видовом составе травостоя доминировала *Serratula quinquifolia* M. B. Из других видов в обилии sp.—sol. отмечены *Achillea millefolium* L., *Astrantia biebersteinii*, *Leucanthemum vulgare* Lam., *Centaurea salicifolia* M. B., *Primula macrocalyx*, *Lapsana intermedia* M. B., *Prunella vulgaris* L., *Clinopodium vulgare*, *Arctium lappa* L.

Чистые злаково-разнотравные парковые дубравы. Формируются на верхнем пределе лесной растительности.

Ассоциация Quercus macranthera — Calamagrostis arundinacea. Пробная площадь заложена на северо-восточном склоне горы крутизной 10—15°. Гора возвышается над селением Хив, по правому берегу р. Чирахчай. Почва коричневая луговолесная, средней мощности, влажная. Древостой из дуба восточного. Стволы дуба восточного высотой 11 м, диаметром 16 см, примерно 50—60-летнего возраста. Сомкнутость крон 0.2—0.3. Подлесок отсутствует.

Травяной ярус хорошо выражен. Общее покрытие 90%. Средняя высота 25 см. Состав травяного покрова: *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Anthoxanthum odoratum*, *Helictotrichon pubescens* (Huds.) Bess., *Festuca montana* M. B., *Trifolium alpestre* L., *T. ambiguum* M. B., *T. canescens* Willd., *Vicia truncatula* M. B., *Lotus corniculatus* L., *Filipendula hexapetala* Gilib., *Muscari pallens* (M. B.) Fisch., *Plantago lanceolata* L., *Origanum vulgare* L., *Orchis flavescens* C. Koch, *Galium chersonense* (W.) Boiss., *Pedicularis subthorpii* Boiss., *Primula macrocalyx.*

Заключение

Высокогорные дубравы из дуба восточного встречаются в верхних предгорьях Каспийского Дагестана на высоте от 1200—1350 до 1600 м и в высокогорном сланцевом Дагестане в полосе 1800—2100 м.

В Дагестане высокогорные дубравы представлены небольшими пятнами и имеют низкую производительность. Между тем в Закавказье дуб восточный образует как парковые редколесья, так и лесные массивы. Так, в южном Карабахе (Прилипко, 1954) и в Зангезуре (Махатадзе, 1961) дуб восточный образует прекрасные чистые и смешанные высокобонитетные (II—III) древостои.

В верхних предгорьях Дагестана, по нижней границе своего распространения восточнодубовые редколесья соприкасаются с буковыми лесами, а выше, на северных склонах, они чередуются с березовыми рощами и переходят в послелесные и субальпийские луга; развиваются они на горнолуговых почвах.

В высокогорном сланцевом Дагестане дуб восточный входит в состав лесов других типов; развиваются дубовые редколесья на щебнисто-каменистых почвах крутых южных склонов и перемежаются с горно-степными лугами, а местами — с нагорно-ксерофитной растительностью, где дуб восточный образует сочетания с *Juniperus polycarpos* и скальными группировками растительности.

Следовательно, дубовые редколесья произрастают в различных экологических условиях и контактируют с разными типами растительности, что сказывается на их видовом составе и строении. В парковых дубравах предгорий в подлеске распространены *Rhododendron luteum*, *Viburnum opulus* и *Corylus avellana*; травостой здесь высокий и густой, доминируют мезофиты, среди них имеются лесные и субальпийские луговые виды: *Calamagrostis arundinacea*, *Poa nemoralis*, *Asperula odorata*, *Pyrola rotundifolia*, *Dryopteris filix-mas*, *Anemone fasciculata*, *Astrantia biebersteinii* и др.

В дубовых редколесьях высокогорного сланцевого Дагестана возрастает роль подлеска: *Juniperus oblonga*, *J. depressa*, *J. sabina*, местами *Celtis glabrata*, *Ephedra procera*, *Rhamnus pallasii* и др.; травостой изреженный, более ксерофитный, чисто лесные элементы почти отсутствуют, встречаются виды нагорно-ксерофитной и скальной растительности — *Teucrium polium*, *Salvia canescens*, *Sedum* ssp.

Видовой состав деревьев, кустарников и травостоя дубовых редколесий Дагестана в целом сходен с видовым составом дубрав Закавказья, хотя имеются некоторые региональные различия. Так, например, в дубравах Закавказья встречаются виды, отсутствующие в Дагестане — *Acer hyrcanum* Fisch. et Mey., *Corylus colurna* L., *Sorbus persica* Hedl., *Ribes orientale* Desf., *Berberis orientalis* Schneid., *Dactylis woronowii* Ovcz., *Secale anatolicum* Boiss. Напротив, лишь в дубово-сосновых редколесьях Дагестана встречаются *Juniperus polycarpos*, *Cotinus coggygria*, *Cerasus incana*, *Lonicera iberica*, *Salvia canescens* и др.

В высокогорном сланцевом Дагестане пока выделены дубово-сосновые редколесья с участием можжевельника многоплодного, смешанные разнотравные дубовые редколесья с ксерофитным травяным покровом и чистые злаково-разнотравные дубравы.

В верхних предгорьях выделены смешанные разнотравные и чистые злаково-разнотравные парковые дубравы с мезофитным травяным покровом. Этим не исчерпывается разнообразие ассоциаций восточно-дубовых редколесий как предгорного, так и высокогорного Дагестана. В Закавказье дуб восточный образует более разнообразные группы ассоциаций.

Парковые дубравы Дагестана выполняют важные почвозащитные и водоохранные функции, поэтому они должны разумно использоваться и охраняться,

ЛИТЕРАТУРА

Абачев К. Ю. (1968). Лесная растительность южного Дагестана. Автореф. канд. диссерт. — Бандин А. П. (1954). Дубравы Азербайджанской ССР. — Буш Н. А. (1905). Ботаническое путешествие по западному Дагестану. Тр. СПб. бот. сада, XXIV, III. — Грудзинская И. А. (1953). Широколиственные леса предгорий северо-западного Кавказа. В кн.: Широколиственные леса с.-з. Кавказа. — Грудзинская И. А., Д. В. Медведев. (1949). Эколого-географические закономерности распределения дубовых лесов северо-западного Кавказа. ДАН СССР, 66, 4. — Гулисашвили В. З. (1953). Вертикальная поясность лесной растительности Восточного Предкавказья и Кавказа. Вестн. Тбилисск. бот. сада АН СССР, 61. — Долуханов А. Г. (1949). Леса Зангезура (типологический очерк). Тр. Бот. инст. АН АрмССР, VI. — Долуханов А. Г. (1955). Типологический очерк горных лесов из грузинского и восточного дуба. Тр. Тбилисск. Бот. инст., 17. — Елагин И. Н. (1953). Дубовые леса крайней западной части северного склона Кавказского хребта. В кн.: Широколиственные леса с.-з. Кавказа. — Ильин А. Н. (1958). Состояние дубрав Северного Кавказа и мероприятия по их улучшению. В сб. работ по лесному хозяйству Сев. Кавказа, Северо-Кавказск. оп. ст., III. — Кузнецов Н. И. (1910). Нагорный Дагестан и значение его в развитии флоры Кавказа. Изв. русск. географ. общ., 46, 6—7. — Львов П. Л. (1961). Краткий очерк лесной растительности дельты р. Самур. Бот. журн., 46, 1. — Львов П. Л. (1964). Леса Дагестана. — Львов П. Л. (1965). Дубовые леса Дагестана. Научн. докл. высш. школы, сер. биолог. наук, 4. — Магомедмирзаев М. М. (1966). Геоботанический анализ горных лесов Дагестана. Автореф. канд. диссерт. — Малеев В. П. (1936). Дубняки Абхазии. В кн.: Абхазия. Геобот. и лесоводств. очерк, 19. — Махатадзе Л. Б. (1957). Дубравы Армении. — Махатадзе Л. Б. (1961). Дуб восточный. Дендрофлора Кавказа, II. — Махатадзе Л. Б., И. Д. Попов. (1965). Типы лесов Закавказья. — Остапенко Б. Ф. (1968). Диагностика и хозяйственная группировка типов леса северного склона Большого Кавказа. Тр. Харьковск. с.-х. инст., LXXII. — Поварницын В. А. (1940). Типы лесов Черноморского побережья между реками Сукко и Пшадой. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. III, (Геоботаника), 4. — Прилипко Л. И. (1954). Лесная растительность Азербайджана. — Соколов С. Я. (1936). Классификация типов леса Абхазии. Совет по изуч. произв. сил АН СССР. — Соловьева П. П. (1965). Леса низменного Дагестана и их хозяйственное значение. В сб.: Ботаника, физиология растений и растениеводство. — Соловьева П. П. (1966). Дубовые леса низменного Дагестана. Реферати. докл. IV научн. конф. молод. ученых биологов, МГУ. — Степанов Н. А. (1952). Дубравы Северного Кавказа. В кн.: Дубравы СССР, IV. — Тумаджанов И. И. (1966). Древняя пустыня в Нагорном Дагестане. Бот. журн., 51, 6.

Дагестанский
государственный университет,
Махачкала.

(Получено 6 X 1970).

УДК 551.45 (470.63)

В. Г. Танфильев

ЦЕЛИННЫЕ СТЕПИ СТАВРОПОЛЬСКОГО КРАЯ

С 1 рисунком

V. G. TANFILIYEV. VIRGIN STEPPES OF THE STAVROPOL TERRITORY

Описываются целинные степные участки, сохранившиеся в пределах Ставропольского края. Многие участки, кроме расположенных в луговой степи, характеризуются в нашей литературе впервые. Ставропольские степи подразделяются на: 1) луговые на горных и выщелоченных остаточно-карбонатных черноземах, 2) разнотравно-типчаково-ковыльные на обыкновенных и южных черноземах, 3) типча-

ково-ковыльные на каштановых почвах и 4) полынно-типчаково-ковыльные на комплексах солонцов и каштановых почв.

Цель проведенной работы — проследить за зональными сменами степной целинной растительности на протяжении около 280 км — между горами Кавказа и р. Маныч.

Степям черноземного центра, а отчасти Украины посвящена большая литература. Однако о степях Северного Кавказа сведений очень мало. И. В. Новопокровский (1906, 1927) и В. Н. Кононов (1953, 1960) дают описания отдельных степных участков. Более полной картины всех степей Ставрополья не было.

Приводимые далее характеристики растительности являются результатом экскурсий и поездок автора за последние 15 лет. Разновременность проведенных исследований была причиной того, что описания растительности оказались не вполне единообразными. Чтобы получить более сравнимые данные об изученных участках, автор вместе с Л. И. Пешковой в 1967 г. при содействии Ставропольского ботанического сада вновь посетил и обследовал почти все ранее описанные участки.

На Ставрополье природные зоны располагаются в направлении с юго-запада на северо-восток, от Главного Кавказского хребта в сторону Маныча.

Главный Кавказский и Боковой хребты покрыты горными лугами и лесами. В предгорьях плосковершинные Скалистый хребет и Меловая гряда заняты лесостепью, а также, на более высоких местах, сниженными субальпийскими лугами. Меловая гряда, понижаясь, переходит на северо-западе в степные террасы р. Кубани и ее притоков, а на северо-востоке — в лесостепной район Пятигорских лакколитов (полувулканов). Ставропольская возвышенность, расположенная в основном севернее главной железнодорожной магистрали, долинами степных рек, а также Янкульской котловиной разбита на несколько массивов. Высшие уровни последних заняты участками лесостепи и луговой степью. Ниже располагается разнотравнозлаковая степь. К северо-западу, северу и востоку Ставропольская возвышенность постепенно понижается и незаметно сливается с окружающими ее равнинами.

В сменах растительности равнинной части Ставрополья решающее значение имеют зонально-климатические и почвенные условия. В направлении на север и восток черноземы сменяются темнокаштановыми, каштановыми, а затем светлокаштановыми почвами. На севере и северо-востоке края, кроме того, проходит полоса комплексов солонцов и каштановых почв, окаймленная с юга каштановыми солонцеватыми почвами. В восточной части края солонцы и солонцеватые почвы мало распространены, но там располагаются обширные массивы песчаных почв. О почвах края и их распространении автор судил главным образом по работам В. Г. Гниловского (1961), А. К. Серебрякова и И. Ф. Горбунова (1968), а также по рукописной карте И. Ф. Горбунова, Г. Е. Немеровского, С. Р. Есаяна и Т. И. Моциенко, составленной в 1968 г. Ставропольским н.-и. институтом сельского хозяйства вместе с экспедицией института «Росгипрозем».

Целинные степи сохранились прежде всего на непригодных для пахоты местах, там, где маломощная почва располагается на подпочве, состоящей из сплошного камня, в следующих местах: 1) районы распространения меловых и юрских известняков на Меловой гряде и Скалистом хребте; 2) районы распространения среднесарматских известняков, которые покрывают более высокие части Ставропольской возвышенности; 3) район выходов среднемиоценового известняка на высотах, окаймляющих с севера Янкульскую котловину, в 40—60 км к ВЮВ от Ставрополя.

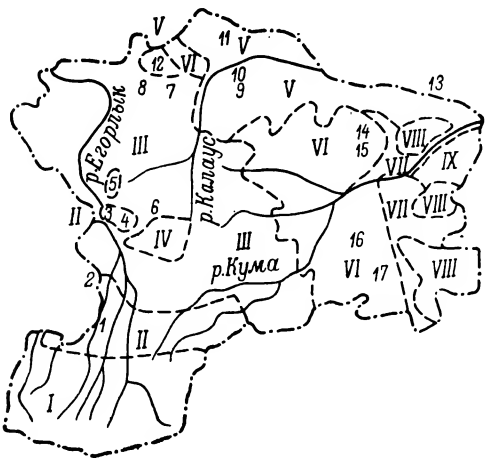
Кроме того, целинные участки распространены в самой северной и северо-восточной частях края на комплексах солонцов и каштановых почв; при этом часть их уже распахана, а часть используется в качестве пастбища. Много нераспаханных участков с господством комплексной растительности имеется неподалеку от р. Маныч на территории овцеводческих совхозов «Красный Маныч» и «Турксад».

Кроме непригодных для пахоты мест, целинная растительность, в основном вторичная, сохранилась еще на черноземах и других почвах, пригодных для пахоты, на территории четырех овцеводческих совхозов в северной части края. Эти совхозы были основаны на помещичьих землях, которые до 1915—1920 гг. большей частью распахивались.

Возникшие залежи прошли в 20-х годах стадию бурьянов, а затем стадию пырея ползучего. В 30-х годах в сообществе пырея появились дерновинные злаки, причем первым и самым обильным видом часто была отлично поедаемая овцами келерия *Koeleria gracilis* Pers. Вслед за ней, в конце 30-х годов и в 40-х годах разрослись типчак *Festuca sulcata* Hack. и разные виды ковыля.

Луговые степи

К луговым степям относятся участки вблизи станицы Исправной (в 115 км к ЮЮЗ от Ставрополя) на горных черноземах, подстилаемых известняком мелового возраста, и в окрестностях г. Ставрополя на остаточно-карбонатных черноземах, залегающих на сарматском известняке (см. рисунок).



Объяснение к схематической карте Ставропольского края (типы растительности и местоположение целинных степных участков).

Авторы описаний степей: И. В. Новопокровский с сотрудниками (Н), В. Н. Кононов (К), В. Г. Танфильев (Т). *Пунктирные линии* — границы края и типов степей. *I* — горные леса и высокогорные луга; *II* — луговые степи на горных, деградированных и типичных черноземах: *1* — близ станицы Исправной (Т), *2* — территория Урупской опытной станции вне Ставроп.края, но рядом с его границей (Т), *3* — гора Недреманная (К, Т), *4* — гора Стрижамент (К, Т), *5* — поляны близ г. Ставрополя (К, Т); *III* — разнотравно-типчаково-ковыльные степи на обыкновенных и южных черноземах: *6* — опытное хозяйство ВНИИОК (Т), *7* — совхоз «Ипатовский» (Т), *8* — совхоз «Большевик» (Т); *IV* — сочетания разнотравно-типчаково-ковыльных и полынно типчаково-ковыльных степей в Янкульской котловине на солонцеватых почвах и солонцах; *V* — полынно-типчаково-ковыльные сухие степи на каштановых солонцеватых почвах и на комплексах каштановых почв и солонцов: *9* — по р. Айгурке, несколько участков (Н), *10* — в северной части совхоза «Советское руно» (Т), *11* — южнее с. Кистинского Манычского (Н), *12* — Букшунский и Милосердовский лиманы (Н), *13* — Состинский участок в Калмыкии, но рядом с границей края (Т); *VI* — типчаково-ковыльные сухие степи на нормальных каштановых и темнокаштановых почвах: *14* — южнее с. Приозерного (Т), *15* — в Зуматинской балке (Т), *16* — близ с. Ольгино (Н), *17* — севернее с. Эдиссии, 2 участка (Н); *VII* — сухие степи на нормальных светлокаштановых почвах; *VIII* — сухие степи на песчаных почвах и песках; *IX* — полупустыня.

В окрестностях ст. Исправной, которая расположена на р. Б. Зеленчук, в районе Меловой гряды и предгорий в степях на высоте 900—1200 м над ур. м. преобладают типчак, осока *Carex humilis* Leyss. и коротконожка *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. Обилие осоки увеличивается на южных склонах, а коротконожки — на северных, а также на ровных террасах и в понижениях. Ковыли *Stipa pulcherrima* C. Koch и *S. joannis* Čelak. приурочены только к южным склонам. Золотобородник *Chrysopogon gryllus* (L.) Trin. тяготеет тоже к южным склонам. На высоте 1000—1200 м к трем основным эдификаторам начинают примешиваться *Sesleria heфleriana* Schur и костер *Bromus variegatus* M. B., знаменуя первую ступень перехода к субальпийскому лугу. Близ станицы Исправной сохранились лишь петрофильные варианты степи, ранее же, до распашки, эти степи встречались и на глубоких почвах и достигали на севере широты станицы Отрадной или распространялись еще далее (Танфильев, 1929—1930, 1955, 1962).

Вблизи г. Ставрополя степные участки, каждый длиною до 2—3 и более километров, расположены к западу от города на лесных полянах на высоте 530—600 м над ур. м. (Беспутка, Бучинка, Ново-Марьевская) и к югу от города на плоских вершинах гор Недреманная (660 м) и Стрижамент (830 м). Почвы — маломощные выщелоченные остаточно-карбонатные черноземы. Почти во всех ставропольских степях преобладает осока низкая. Обильны широколистные злаки (тимофеевка степная, костер береговой, коротконожка перистая и др.) и лугово-степное разнотравье; менее обильны ковыли, главным образом красивейший, Ивана и узколистный *S. stenophylla*. Только кое-где на старых залежах указанные виды ковыля выходят на первое по обилию место. Новопокровский (1927) об этих степях не упоминает. Впервые они были описаны Кононовым (1953, 1960).

Иоанна

Ставропольские степи следует отнести к типу луговых степей. Они сходны с исправненскими, отличаясь от них несколько бо́льшей ксерофильностью (см. далее таблицу).

В 1968 г. на Ново-Марьевской поляне, расположенной на высоте 530 м, для определения процента встречаемости видов растений были сделаны описания 41 площадки. Размер каждой из них 1 м^2. Количество видов на отдельных площадках колебалось от 23 до 43, всего было отмечено 130 видов. Здесь мы перечислим только 20 видов с более высокой встречаемостью.

Teucrium chamaedrys L.	— 97.6	*Geranium sanguineum* L.	— 68.3
Carex humilis Leyss.	— 90.2	*Dictamnus caucasicus* Fisch.	— 65.9
Thalictrum minus L.	— 82.9	*Echium rubrum* Jacq.	— 65.9
Thymus marschallianus Willd.	— 82.9	*Bromus riparius* Rehm.	— 58.6
Festuca sulcata Hack.	— 80.5	*Iris aphylla* L.	— 58.5
Filipendula hexapetala Gilib.	— 78.0	*Erysimum cuspidatum* DC.	— 58.6
Peucedanum ruthenicum M. B.	— 70.7	*Stipa capillata* L.	— 58.5
Teucrium polium L.	— 70.7	*Poterium polygamum* Waldst. et Kit.	— 56.0
Cytisus ruthenicus Fisch.	— 68.3	*Vinca herbacea* Waldst. et Kit.	— 56.0
Phleum phleoides Simonk.	— 68.3	*Acinos thymoides* (L.) Moench	— 53.6

На первом месте по встречаемости стоят дубровник пурпуровый и осока низкая, за ними следуют многочисленные представители разнотравья и типчак. Заметим, что Ново-Марьевская поляна использовалась ранее как сенокос, а теперь в качестве пастбища. На степном фоне здесь разбросаны кусты боярышника *Crataegus kyrtostyla* Fingerh., шиповника *Rosa* sp. и крушины Палласа *Rhamnus pallasii* Fisch. et Mey. В растительном покрове обильны низкие кустарники высотой до 50 см: ракитник, бобовник, дрок отклоненный и шиповник колючейший (*Cytisus ruthenicus* Fisch., *Amygdalus nana* L., *Genista patula* Bieb., *Rosa spinosissima* L.). В связи с этим многие места поляны можно считать кустарниковой степью.

Разнотравно-типчаково-ковыльные степи

Эти степи сохранились только в виде участков вторичной целины на территории опытного хозяйства Всесоюзного научно-исследовательского института овцеводства и козоводства (ВНИИОК) — на карбонатной разности обыкновенных черноземов и в совхозах «Ипатовский» и «Большевик» — на южных черноземах. Опытное хозяйство ВНИИОК находится в 40—50 км к ВЮВ от Ставрополя, а два указанных совхоза — в 95 км к ССВ от этого города. Описания этих степных участков в геоботанической литературе отсутствуют.

Степных участков в опытном хозяйстве ВНИИОК два. Они находятся на высотах, расположенных к северу от Янкульской котловины (540 и 600 м над ур. м). Последний раз распашка была примерно в 1923—1925 гг. Описания нами производились с 1957 по 1967 г. Растительность разнотравно-ковыльно-типчаковая. Осока низкая отсутствует. Из перистых ковылей обилен ковыль Лессинга и обычен ковыль красивейший. Другие виды ковылей — *Stipa ucrainica* Smirn., *S. joannis* и *S. stenophylla* — встречаются единично. Обильны однолетники и сорняки, что связано с интенсивной эксплуатацией участков (сенокос, а также выпас овец весной и осенью).

На обоих участках зарегистрировано около 160 видов растений.

Для оценки встречаемости видов служили описания (в 1958 г.) 60 площадок по 0.1 м^2. На каждой площадке росло от 9 до 22 видов растений.

Приводим процент встречаемости некоторых более частых растений.

Festuca sulcata Hack.	— 100.0
Stipa lessingiana Trin.	— 73.3
Arenaria serpyllifolia L.	— 66.7
Arabis auriculata Lam.	— 60.0
Falcaria sioides (Wib.) Aschers.	— 50.0
Muscari racemosum (L.) Mill.	— 45.0
Vinca herbacea Waldst. et Kit.	— 41.7
Achillea nobilis L.	— 40.0
Alyssum desertorum Stapf	— 40.0
Bromus japonicus Thunb.	— 40.0
B. riparius Rehm.	— 35.0
Lithospermum arvense L.	— 35.0
Paeonia tenuifolia L.	— 33.3
Artemisia austriaca Jacq.	— 30.0
Euphorbia iberica Boiss.	— 28.3
Viola ambigua Waldst. et Kit.	— 28.3
Linum austriacum L.	— 26.7
Elytrigia repens (L.) Nev.	— 25.0

Несмотря на обилие однолетних и сорных растений, сохранность растительного покрова удовлетворительная. С конца мая до середины июня аспект был белый от остей ковыля с зелеными пятнами качима метельчатого *Gypsophila paniculata* L. и катрана *Crambe aspera* M. B. Заметим, что степные виды катрана *Crambe pinnatifida* R. Br., *C. tatarica* Sebeòk, *C. aspera* M. B. в других местах в этих степях исчезли почти повсеместно.

В 95 км к ССВ от Ставрополя в овцеводческом совхозе «Ипатовский» до 1960 г. сохранился умеренно выпасаемый массив вторичной целины площадью 500 га. Рельеф равнинный. Почвы — южные черноземы. Километрах в 10 севернее проходит граница с темнокаштановыми почвами. Описание, довольно беглое, было сделано 14 мая 1959 г. Аспект степи был белым от ковылей Лессинга и украинского. Со времени существования залежи сохранилось много пырея ползучего. Преобладали злаки — типчак и ковыли. Пятнами росли *Andropogon ischaemum, Koeleria gracilis* и *Stipa capillata.*

В приведенный ниже список включены только более обильные и более характерные виды из числа произраставших на этом участке растений.

Achillea nobilis L. — gr.—sol.
Elytrigia repens (L.) Nev. — sp.$_3$—gr.
Amygdalus nana L. — sol.—sp.$_1$
Artemisia austriaca Jacq. — gr.—sp.
Andropogon ischaemum L. — gr.—sol.
Crambe pinnatifida R. Br. — sol.
Festuca sulcata Hack. — sp.—cop.
Glycyrrhiza glabra L. — gr.—sol.
Iris pumila L. — gr.—sol.
Jurinea multiflora (L.) B. Fedtsch. — gr.—sol.
Koeleria gracilis Pers. — gr.—sp.
Muscari racemosum Mill. — в понижениях
Poa bulbosa L. — sp.$_3$
P. pratensis L. — в понижениях
Stipa capillata L. — gr.—cop.
S. lessingiana Trin. — cop.
S. pulcherrima Koch — sol.
S. ucrainica Smirn. — sp.$_3$—cop.$_1$
Thalictrum minus L. — gr.—sol.
Bromus riparius Rehm. — gr.—sol.

Однолетние ингредиенты почти отсутствовали. Общий тип степи был разнотравно-дерновиннозлаковый.

В совхозе «Большевик», расположенном к западу от «Ипатовского», вторичная целина в 1957 г. занимала 6600 га, а залежи разного возраста — 4900 га. В последующие годы площадь целины и залежей несколько сократилась.

В мае 1967 г. автор, а также Л. И. Пешкова, Э. К. Волошенко и другие сотрудники Ставропольского ботанического сада описали на типчаково-ковыльных (с примесью *Artemisia austriaca*) степных участках вторичной целины средней и южной части совхоза семь 100-метровых площадок и зарисовали проекции дерновин на 5-метровых площадках. Почвы — южные черноземы. Ковыли росли неравномерно (обилие от sp.$_2$ до cop.). Общее проективное покрытие всей надземной массы от 35 до 65%, а истинное покрытие в среднем 10.7%. Травостой из-за наличия подстожий, старых стойбищ скота и более или менее выраженного микрорельефа неравномерный.

Приводим список всех многолетних злаков и основных видов разнотравья с указанием среднего обилия и числа стометровых площадок, на которых растения были встречены.

Elytrigia repens (L.) Nev. — sp.$_{2-3}$ (7)
Andropogon ischaemum L. — sol. (4)
Festuca sulcata Hack. — cop.$_{1-2}$ (7)
Koeleria gracilis Pers. — sp.$_3$ (7)
Poa angustifolia L. — gr. (4)
P. bulbosa L. — cop. (7)
Stipa capillata L. — sp.$_2$ (5)
S. lessingiana Trin. — sp.$_3$ (7)
Stipa pulcherrima Koch — вне площадок
S. ucrainica Smirn. — sp.$_3$ (7)
Bromus inermis Leyss. — sol. (2)
B. riparius Rehm. — вне площадок
Achillea biebersteinii Afan. — sp.$_2$ (5)
A. nobilis L. — sp.$_1$ (7)
Artemisia austriaca Jacq. — sp.$_1$ (7)
Euphorbia seguieriana Neck. — sp.$_2$ (6)

Всего на целинных землях совхоза было отмечено 112 видов растений, из них много однолетников, а также сорных и полусорных видов. Представители разнотравья, характерные для целины, встречались единично

Число дерновин злаков и осок в среднем на 1 м^2 и истинное покрытие в луговых степях (станица Исправная и г. Ставрополь) и разнотравно-типчаково-ковыльных степях (хозяйство ВНИИОК и совхоз «Большевик») (1967 г.)

Вид	Количество метровых площадок							
	2	8	2	5	2	5	2	5
	число дерновин на 1 м^2				истинное покрытие (в %)			
	ст. Исправная	Ставрополь	ВНИИОК	Большевик	ст. Исправная	Ставрополь	ВНИИОК	Большевик
Agrostis tenuifolia M. B.	—	3	—	—	—	+	—	—
Andropogon ischaemum L.	—	+[1]	+	—	—	0.5	0.5	—
Brachypodium pinnatum Beauv.	11	5	—	—	2.8	0.3	—	—
Bromus riparius Rehm.	2	1	1	—	0.5	0.2	0.1	—
B. variegatus M. B.	1	—	—	—	+	—	—	—
Carex humilis Leyss.	29	85	—	—	12.5	7.2	—	—
Festuca sulcata Hack.	11	40	89	74	0.6	2.6	12.4	5.9
Koeleria gracilis Pers.	—	13	1	26	—	0.5	0.2	0.6
Phleum phleoides Simonk.	5	5	—	—	2.1	0.1	—	—
Sesleria hefleriana Schur	4	—	—	—	1.9	—	—	—
Stipa capillata L.	—	8	1	17	—	0.9	0.1	1.3
S. joannis Čelak.	—	4	—	—	—	0.1	—	—
S. lessingiana Trin.	—	—	2	10	—	—	0.3	1.9
S. pulcherrima Koch	—	3	7	—	—	0.3	1.1	—
S. stenophylla Czern.	—	+	—	—	—	0.1	—	—
S. ucrainica Smirn.	—	—	—	4	—	—	—	1.0
Прочие виды	6	7	2	—	0.9	0.1	—	—
Всего	69	174	103	131	21.3	12.9	14.7	10.7

[1] При числе дерновин менее 0.5 и при покрытии менее 0.05% в таблице стоит знак +.

или очень рассеянно (например, *Astragalus dolichophyllus* Pall., *A. onobrychis* L., *Goniolimon tataricum* Boiss., *Seseli tortuosum* L., *Silene densiflora* D'Urv., *Sisymbrium polymorphum* (Murr.) Roth и др.).

Масса разнотравья небольшая. Травостой в основном злаковый, что связано с выпасом овец, которые с большей охотой поедают разнотравье.

В таблице приведены данные о числе дерновин злаков и осок и их истинном покрытии в разнотравно-типчаково-ковыльных и луговых степях.

Для луговых степей особенно характерны осока низкая, коротконожка перистая и полевица тонколистная. Степи близ станицы Исправной (на высоте 1000 м и более) отличаются присутствием также сеслерии Гейфлера. Состав злаков в опытном хозяйстве ВНИИОК и совхозе «Большевик» почти одинаковый. Бородач и береговой костер, отмеченные в опытном хозяйстве, растут и в совхозе, но редко, и поэтому на метровых площадках не оказались. Ковыль красивейший также очень редок в совхозе «Большевик», а ковыль украинский — в опытном хозяйстве. Очевидно, при подъеме в направлении Ставрополя и опытного хозяйства ковыль украинский редеет и замещается ковылем красивейшим.

Наибольшее истинное покрытие злаков и осок наблюдалось близ станицы Исправной (21.3%). В районе Ставрополя эта величина снижается в среднем до 12.9%, что связано, вероятно, с наличием обильного разнотравья. В окрестностях Ставрополя самое большое истинное покрытие злаками и осоками отмечено в высшей точке Ставрополья, на горе Стрижамент (18.3%).

Количество видов растений на 100 м^2 в луговых степях близ Ставрополя колебалось от 50 до 70, а на разнотравно-злаковых степях в опытном хозяйстве ВНИИОК — от 50 до 84. Более высокая видовая насыщенность во втором пункте обусловлена обилием однолетних сорных и полусорных растений. В совхозе «Большевик» количество видов было гораздо меньше — в среднем 34 на 100 м^2 (от 26 до 42).

Типчаково-ковыльные степи на каштановых почвах

Эти степи, всего 3 участка, были описаны Новопокровским (1906, 1927) в закумской части Ставрополья к северу от р. Куры. Теперь эти участки не сохранились. Нами подобная целина, и притом подверженная довольно сильному выпасу, была встречена лишь в единственном месте — между реками Кумой и Манычем в южной части территории, принадлежащей с. Приозерному Левокумского района. Почва — легкий суглинок. Растительный покров равномерный, не комплексный. Преобладали и создавали аспект: ковыль Лессинга и тырса (sp.$_3$—cop.), полынок австрийский (sp.$_3$—cop.) и типчак (sp.$_3$). Менее обильными (sp.$_{1-2}$) были кохия простертая и хвойник двухколосковый. На этом фоне зеленели разбросанные по степи блюдца, поросшие пыреем ползучим и разнотравьем.

Степи полынно-типчаково-ковыльные на солонцеватых каштановых почвах и комплексах солонцов с каштановыми почвами

Эти степи, впервые описанные Новопокровским и его помощником С. Ю. Туркевичем (Новопокровский, 1927), довольно часто встречаются и теперь.

Ограничимся нашим описанием (23 мая 1968 г.) участка, расположенного на каштановой солонцеватой почве, образующей комплекс с глубоким солонцом, в северной части совхоза «Советское руно» в 130 км к СВ от Ставрополя. Протяженность целинного участка 1.5—2 км. Он находится на плато с небольшим уклоном в сторону долины р. Калауса. Выпас отсутствовал. Аспект создавали плодоносящие ковыли. Господствовал ковыль украинский (cop.$_1$—sp.$_3$) и реже — ковыль Лессинга (sp.$_{1-2}$). Пятна, на которых преобладали дерновины ковылей, занимали 40—

70% площади. Пятна солонца были заняты: мятликом луковичным (soc.), осокой узколистной (cop.$_1$), полынком австрийским (cop.), типчаком бороздчатым (sp.—cop.), полынью Лерхе (sp.$_2$) и ромашником тысячелистниковым (gr.—sp.$_1$). Микрорельеф не выражен (он становится заметным только ближе к долине Калауса). Поскольку почвы обоих членов комплекса отличались друг от друга не резко, многие виды растений были распространены более или менее равномерно по всей территории комплекса.

Приводим список преобладающих видов и их обилие.

Achillea biebersteinii Afan. — sp.$_3$
Achillea nobilis L. — sol.
Alyssum desertorum Stapf — sp.$_3$
Carduum uncinatus M. B. — sol.
Euphorbia seguieriana Neck. — sol.
Herniaria incana Lam. — sol.
Koeleria gracilis Pers. — sp.$_2$
Ornithogalum gussonei Ten. — sol.
Phlomis pungens Willd. — sp.$_2$
Stipa capillata L. — sp.$_2$
Teucrium polium L. — sp.$_1$
Thymus marschallianus Willd. — sp.$_1$
Trifolium arvense L. — sol.
T. parviflorum Ehrh. — sol.
Tulipa biebersteiniana Schult. — sp.$_2$
Verbascum phoeniceum L. — gr.

По характеру растительности этот участок должен быть отнесен к типу сухой степи.

Наблюдения 1968 г. показали, что во всех северо-восточных районах Ставропольского края характернейшими компонентами злаковых пятен подобных комплексов являются ковыли Лессинга и украинский, а также типчак. Покров солонцовых пятен в зависимости от характера солонца разнообразный; он чаще состоит из полынка австрийского, типчака, мятлика луковичного, или полыни Лерхе, или кохии простертой, или камфоросмы марсельской, или их сочетаний. При этом полынок бывает приурочен к глубоким солонцам, а камфоросма — к корковым.

На Состинском участке к северу от Восточного Маныча (и непосредственно к северу от совхоза «Турксад» Левокумского района) на протяжении 20—25 км по мере понижения местности наблюдался такой экологический ряд: 1) песчаная степь — в западной повышенной части Состинского участка; 2) комплекс сообществ дерновинных злаков и кохии простертой — на восточной окраине степи; 3) комплекс сообществ дерновинных злаков и полыни Лерхе — еще восточнее; 4) комплекс сообществ дерновинных злаков и камфоросмы; 5) комплекс сообществ дерновинных злаков и сочных солянок — вдоль побережья Состинских озер. Но нередко комплекс становился 3-членным или даже 4-членным (например, из пятен дерновинных злаков, полыни, камфоросмы и пырея ползучего в более глубоких понижениях).

На крайнем востоке-северо-востоке Ставропольского края подзона полынно-типчаково-ковыльных степей переходит в полупустыню.

Антропогенные изменения растительности

Под влиянием выпаса и распашки растительность комплексов солонцов и каштановых почв становится более равномерной. Так, в настоящее время многие выгоны и пастбища, особенно при выпасе крупного рогатого скота или лошадей, несмотря на наличие почвенного комплекса, имеют однообразную, почти равномерную полынковую или полынно-полынковую растительность (выгоны сел Киевки, Б. Джалги, аула Кендже-Кулак, балки Айгурка и Кучерла). Еще З. Л. Прасолов (1909) писал, что, по словам жителей аула Эдильбай, «прежде, когда не было пахоты и сильного скотобоя, на всех полях травы росли круговинами», теперь же эта пятнистость исчезла. То же этот автор сообщал и об окрестностях Величаевки.

По нашим наблюдениям, следы комплекса при сильном выпасе все же часто остаются в виде пятен молочая Сегье *Euphorbia seguieriana* Neck. в понижениях микрорельефа среди полынно-полынкового фона. По мере усиления выпаса ковыли гибнут, а на их месте часто поселяется молочай Сегье.

Гибель ковыля (всех его видов) происходит не от «скотобоя» и «выбивания», а от истощения запасных питательных веществ в результате очень низкого и повторного скусывания растений. Такое низкое скусывание ковылей, вплоть до поверхности земли, наблюдали мы во время летней засухи 1968 г. во многих местах Левокумского и Арзгирского районов. Опытами, проведенными в 1935—1939 гг. (Танфильев, 1939), было показано, что частое отчуждение растений ковыля приводит к его гибели, причем в засушливых районах его отмирание наступает быстрее, а в увлажненных медленнее. Частое отчуждение оказывается возможным благодаря высокой отавности этого растения.

Если исходить из того, что при выпасании степи фактором, который оказывает на растительность решающее влияние, является скусывание, а не вытаптывание или «выбивание», то станет ясна зависимость характера дигрессии от того или иного вида пастбищных животных. Действительно, разные животные предпочитают различные виды растений. С этой точки зрения и следует подойти к приводимым далее наблюдениям.

Обратимся к овечьим старозалежным и целинным пастбищам в обширной Зурматинской балке, которая впадает в р. Куму с севера и находится в Левокумском районе (близ поселка Ленинского и к юго-востоку от него). Почвы здесь каштановые и светлокаштановые. В растительном покрове большей частью преобладает тырса *Stipa capillata*, которая обычно растет пятнами среди фона из эбелека (устели поля) *Ceratocarpus arenarius* L. Других целинных степных растений, кроме очень редких типчака и ковыля Лессинга, а также видов полыни, почти не сохранилось. Такая сильно обедненная растительность сформировалась под воздействием постоянного выпаса овец. Овцы при выпасе предпочитают многие виды разнотравья, в том числе и виды полыни из цикла морской полыни, а из злаков — келерию и пырей. У ковылей они объедают лишь концы листьев. Более полное поедание ковылей наблюдалось лишь при отсутствии другого корма.

Сильно «выбитые» тырсовые (со *Stipa capillata*) Зурматинские пастбища находятся в одной из последних стадий дигрессии. Примером первой стадии дигрессии могут служить описанные выше бедные разнотравьем вторично целинные земли совхоза «Большевик». Поскольку почвы совхоза — южные черноземы, растительность должна была бы быть разнотравно-злаковой, а не почти чисто злаковой. Малое количество разнотравья следует объяснить довольно интенсивным выпасом овец.

Итак, при выпасе овец растительность изменяется иначе, чем при выпасе крупного рогатого скота или лошадей, и первая стадия дигрессии характеризуется уменьшением обилия многих видов разнотравья, а не угасанием ковылей, как это должно быть согласно И. К. Пачоскому и Г. Н. Высоцкому.

ЛИТЕРАТУРА

Гниловской В. Г. (1961). Природные условия. Справочник «Ставропольский край». — Кононов В. Н. (1953). Сравнительная характеристика степей Тебердинской долины и Ставропольской возвышенности. Матер. по изуч. Ставроп. края, 5. — Кононов В. Н. (1960). Растительность юго-западной части Ставропольской возвышенности. Матер. по изуч. Ставроп. края, 10. — Новопокровский И. В. (1906). Ботаникогеографическое исследование юго-восточной части Ставропольской губернии и смежной части Терской области. Зап. Новоросс. общ. естествоиспыт., 29. — Новопокровский И. В. (1927). Растительность Ставрополья. — Прасолов З. Л. (1909). Трухменская степь Ставропольской губернии. Сборник сведений о Северном Кавказе, III. — Серебряков А. К., И. Ф. Горбунов. (1968). Почвенная карта. Атлас Ставропольского края. — Танфильев В. Г. (1929—1930). Краткий очерк природных условий Урупской зоотехнической опытной станции и описание естественных кормовых угодий станции. Изв. Урупск. зоотехн. оп. ст., 4. — Танфильев В. Г. (1939). Борьба с тырсой ковылем-волосатиком. Сб. Пастбища для овец в южной европейской части СССР. — Танфильев В. Г. (1955).

Краткий очерк растительности предгорной полосы Черкесской автономной области. Матер. по изуч. Ставроп. края, 7. — Танфильев В. Г. (1962). Очерк растительности предгорий Кавказа в пределах Ставропольского края. Тр. Одесск. гос. унив., 52, 9.

г. Ставрополь

УДК 535 : 541.144.7 : 58 (571.511)

В. М. Швецова

ЗАВИСИМОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА НЕКОТОРЫХ РАСТЕНИЙ ЗАПАДНОГО ТАЙМЫРА ОТ ИНТЕНСИВНОСТИ ОСВЕЩЕНИЯ

С 1 рисунком

V. M. SHVETZOVA. THE DEPENDENCE OF THE PHOTOSYNTHESIS OF SOME WESTERN TAIMYR PLANTS ON THE INTENSITY OF LIGHT

В статье приводятся результаты изучения зависимости интенсивности фотосинтеза от освещенности у растений Западного Таймыра. Получены световые кривые потенциальной интенсивности фотосинтеза 2 типов. У одних растений линейный характер световой зависимости сохраняется вплоть до полного солнечного освещения, у других растений угол наклона световой кривой потенциальной интенсивности фотосинтеза уменьшается по мере увеличения интенсивности освещения, но светового насыщения не наблюдается. Световые кривые интенсивности видимого фотосинтеза имеют плато светового насыщения. Сравнение параметров световых кривых потенциальной интенсивности фотосинтеза и интенсивности видимого фотосинтеза у изученных растений свидетельствует об изменении степени их светолюбия в зависимости от внешних условий.

Растения Крайнего Севера развиваются в условиях длинного полярного дня и относительно низкой интенсивности освещения с преобладанием рассеянной радиации (Берлянд, 1961), значение которой для фотосинтеза подчеркивал Л. А. Иванов (1946). Это своеобразие световых условий арктических районов является следствием низкого солнцестояния, значительной облачности и высокой влажности воздуха. По мнению В. Н. Любименко (1935), из-за слабого света и низкой температуры на Севере «верхний этаж покрова строится из растений со средней потребностью к свету». Экспериментальные данные о большей теневыносливости арктических растений по сравнению с альпийскими получены в опытах Муни и Биллингса (Mooney a. Billings, 1961). Они отметили, что арктические популяции *Oxyria digyna* достигают светового насыщения фотосинтеза при гораздо меньшей интенсивности освещения по сравнению с альпийскими популяциями *O. digyna*. Вместе с тем имеются данные, показывающие, что интенсивность фотосинтеза у растений на Севере в течение суток часто изменяется вслед за изменениями освещенности (Данилов и Мариманян, 1948; Кислякова, 1962; Швецова и Вознесенский, 1970, и др.). Это свидетельствует о том, что относительно невысокой интенсивности освещения, видимо, недостаточно для насыщения фотосинтеза у арктических растений. О зависимости фотосинтеза от интенсивности освещения у растений Крайнего Севера говорят результаты исследований Мюллера (Müller, 1928). Он установил, что световой компенсационный пункт фотосинтеза у *Chamaenerium latifolium* и *Salix glauca* ниже при низкой температуре, чем при высокой. Мюллер, позднее и Уэджер (Wager, 1941) показали, что при низкой температуре для светового насыщения фотосинтеза требуется меньшая освещенность, чем при высокой. Это позволило сделать вывод о том, что арктические растения летом способны продуктивно ассимилировать в течение круглых суток, не исключая сумеречных и холодных часов, и что днем они фотосинтезируют как светолюбивые растения умеренных широт, а ночью (при низкой температуре, ослаблении дыхания и понижении компенсационного пункта) как теневыносливые растения.

В литературе еще мало данных об отношении арктических растений к свету, а в высокоширотной субарктике экспериментальных исследований не проводилось совсем. Поэтому в круг разрабатываемых нами вопросов было включено изучение световых кривых фотосинтеза арктических растений. Исследования выполнены на территории биогеоценологического стационара в Тарее (73°20′ с. ш.). Наши измерения интенсивности света показали, что максимальная освещенность в районе исследования в июле—августе едва достигает 80 тыс. лк и из-за частой облачности наблюдается крайне редко. Обычно интенсивность света не превышает 30—50 тыс. лк.

Было изучено 10 видов цветковых растений, характерных для тундр данного района: *Dryas punctata* Juz., *Vaccinium vitis-idaea* L., *Carex ensifolia* V. Krecz. ssp. *arctisibirica* Jurtz., *Eriophorum angustifolium* Roth, *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss., *Alopecurus alpinus* Smith, *Oxyria digyna* (L.) Hill, *Hedysarum arcticum* B. Fedtsch., *Betula nana* L., *Salix arctica* Pall.

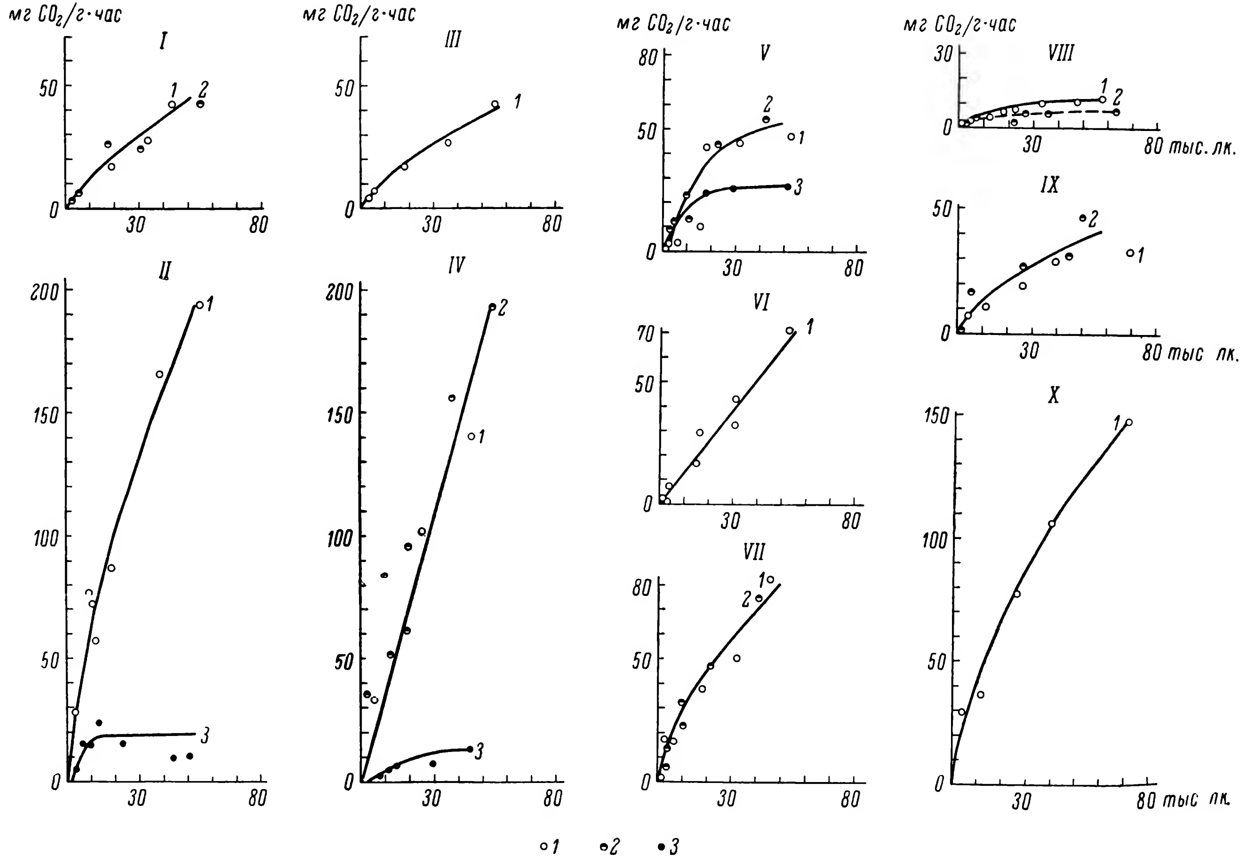
Для изучения световых кривых потенциальной интенсивности фотосинтеза нами был выбран радиометрический метод измерения ассимиляции (Вознесенский и др., 1965). Этот метод позволяет измерить величину истинного фотосинтеза при насыщающих концентрациях CO_2 и отчетливо выявить зависимость фотосинтеза от света.

Одновременно с радиометрическим методом для сравнительных исследований был использован кондуктометрический метод определения видимого фотосинтеза (Вознесенский, 1967). Световые кривые потенциальной интенсивности фотосинтеза у растений Крайнего Севера раньше не изучались. В литературе, насколько нам известно, нет сведений и об одновременном изучении световых кривых интенсивности видимого фотосинтеза и потенциальной интенсивности фотосинтеза. Поэтому сравнительному изучению световых кривых интенсивности видимого фотосинтеза и потенциальной его интенсивности мы уделили большое внимание.

Световые кривые были получены по результатам радиометрических и кондуктометрических исследований в специальных кратковременных опытах. Последние проводились в солнечные дни при безоблачной погоде. Разная освещенность создавалась искусственно затенением листовой камеры нейтральными светофильтрами или несколькими слоями марли. Интенсивность освещения измерялась люксметром Ю-16. Для построения световых кривых были использованы также данные суточных определений интенсивности фотосинтеза. Световые кривые, полученные в этих опытах, совпадают со световыми кривыми, полученными в кратковременных опытах, и в этой статье не приводятся.

Для характеристики световых кривых фотосинтеза обычно используются следующие параметры: световой компенсационный пункт, начальный угол наклона световой кривой, величина интенсивности света, при которой световая кривая выходит на плато, уровень фотосинтеза при световом насыщении. Все эти величины зависят от концентрации CO_2, температуры и других факторов. При высоком содержании CO_2 у некоторых растений светового насыщения фотосинтеза не наступает совсем (Gaastra, 1959). Отражение всех этих факторов на форме световой кривой придает вполне определенный смысл полученным в природных условиях световым кривым фотосинтеза и позволяет использовать их при экологической характеристике растений в конкретных условиях местообитания. Световые кривые интенсивности видимого фотосинтеза трудно сопоставимы при изучении разных растений или одинаковых растений из различных мест произрастания. Более пригодны для сравнительного изучения световые кривые потенциальной интенсивности фотосинтеза.

В результате наших исследований получены световые кривые потенциальной интенсивности фотосинтеза двух типов. Характерно, что ни в том ни в другом случае световые кривые фотосинтеза исследованных растений не имеют плато светового насыщения. При этом у большинства видов линейный характер световой зависимости сохраняется вплоть до полного солнечного освещения. У других же растений световая кривая



Зависимость фотосинтеза арктических растений от интенсивности освещения.

На оси ординат — интенсивность фотосинтеза в мг CO_2/г·час; *на оси абсцисс* — интенсивность освещения в тыс. лк; *1*, *2* — потенциальная интенсивность фотосинтеза; *3* — интенсивность видимого фотосинтеза; *I* — *Carex ensifolia*, *1* — 19 VII 1969 (12°), *2* — 27 VIII 1969 (9—11°); *II* — *Arctophila fulva*, *1*, *3* — 9 VIII 1969 (15—17°); *III* — *Eriophorum angustifolium*, *1* — 27 VIII 1969 (9—11°); *IV* — *Alopecurus alpinus*, *1* — 15 VIII 1969 (15°), *2*, *3* — 9 VIII 1968 (15—17°); *V* — *Salix arctica*, *1*, *3* — 25 VII 1968 (16—17°), *2* — 14 VIII 1968 (10—13°); *VI* — *Betula nana*, *1* — 25 VII 1968 (16—17°); *VII* — *Hedysarum arcticum*, *1* — 23 VII 1969 (25—27°), *2* — 14 VIII 1968 (15—17°); *VIII* — *Vaccinium vitis-idaea*, *1* — 14 VIII 1968 (15—17°), *2* — 27 VIII 1969 (9—11°); *IX* — *Dryas punctata*, *1* — 27 VII 1968 (15—17°), *2* — 16 VIII 1969 (14—15°); *X* — *Oxyria digyna*, *1* — 24 VII 1968 (15—17°).

фотосинтеза показывает тенденцию к выходу на плато при 40—70% от полного дневного освещения (см. рисунок). В отличие от световых кривых потенциальной интенсивности фотосинтеза световые кривые интенсивности видимого фотосинтеза, как это видно на примере *Salix arctica*, *Arctophila fulva* и *Alopecurus alpinus*, имеют плато светового насыщения.

Следует отметить, что световые зависимости интенсивности видимого фотосинтеза, обнаруженные в наших опытах, не противоречат данным других исследователей, которые в своих экспериментах нашли, что относительно низкие максимальные величины интенсивности видимого фотосинтеза у растений Крайнего Севера достигаются при небольшой освещенности (Müller, 1928; Kostytschew и др., 1930; Wager, 1941; Данилов и Мариманян, 1948; Warren Wilson, 1960; Кислякова, 1962).

Сопоставление световых кривых интенсивности видимого фотосинтеза и потенциальной интенсивности фотосинтеза у *Salix arctica* показало следующее. Световое насыщение интенсивности видимого фотосинтеза у этого растения наступает при освещенности около 20 тыс. лк (см. рисунок, *V*), и максимальная интенсивность фотосинтеза достигает при этом 25 мг CO_2/г · час. При этой же освещенности световая кривая потенциальной интенсивности фотосинтеза показывает тенденцию к выходу на плато. При этом наибольшая величина потенциальной интенсивности фотосинтеза составляет 53 мг CO_2/г · час. Следовательно, даже увеличение концентрации CO_2 более чем в 10 раз обусловливает возрастание интенсивности ассимиляции у этого растения только в 2 раза. Это свидетельствует не только о хорошей приспособленности арктической ивы к относительно слабому освещению, но и к естественной концентрации CO_2 в воздухе. Как и у *Salix arctica*, световые кривые интенсивности видомого фотосинтеза у *Arctophila fulva* (см. рисунок, *II*) и *Alopecurus alpinus* (см. рисунок, *IV*) выходят на плато при небольшой освещенности (10—30 тыс. лк). Однако в этом случае причиной изгиба световой кривой вряд ли можно считать насыщающие интенсивности света, так как световые кривые потенциальной интенсивности фотосинтеза не имеют насыщения даже при полном солнечном освещении. В этом смысле показательны результаты опытов с *Arctophila fulva* 9 VIII 1968. Измерения проводились при 15—17°, а температурный оптимум фотосинтеза у *A. fulva* при 32 тыс. лк находится около 10° (Швецова, 1970). Интенсивность видимого фотосинтеза и потенциальная интенсивность фотосинтеза увеличивались одинаково с увеличением освещенности примерно до 5—10 тыс. лк. При дальнейшем росте освещенности кривая интенсивности видимого фотосинтеза резко изгибалась и выходила на плато, в то время как потенциальная интенсивность фотосинтеза увеличивалась почти пропорционально освещенности. Несовпадение этих световых кривых говорит о недостаточном количестве CO_2 в воздухе, что и ограничивает возможность увеличения интенсивности фотосинтеза. К такому же выводу можно прийти, сравнивая световые кривые фотосинтеза у *Alopecurus alpinus* (см. рисунок, *IV*). Видимо, у арктофилы и лисохвоста одной из причин низкого порога насыщения световых кривых видимого фотосинтеза в естественных условиях, по крайней мере в солнечный день, может быть не световое насыщение фотосинтеза, а недостаток CO_2.

На основании световых кривых видимого фотосинтеза изученные растения можно охарактеризовать как теневыносливые, хорошо приспособленные к небольшой освещенности и низкой концентрации CO_2. В то же время световые кривые потенциальной интенсивности фотосинтеза, которые не имеют плато светового насыщения даже при полном дневном освещении, позволяют отметить у арктических растений высокую лабильность ассимиляционного аппарата по отношению к свету. Эта лабильность при наличии благоприятных условий позволяет им резко увеличивать эффективность использования света на фотосинтез и проявлять свойства, характерные для светолюбивых растений. Такая способность арктических растений вести себя в одних условиях как светолюбивые, а в других как теневыносливые виды позволяет им продуктивно фотосинтезировать в условиях непостоянной погоды и очень быстро меняющейся интенсивности освещения, которые так характерны для арктических областей.

Полученные в наших опытах световые кривые фотосинтеза были сопоставлены по углу наклона. Наибольший угол наклона имеют световые кривые фотосинтеза у большинства травянистых растений, наименьший угол наклона — световые кривые фотосинтеза у кустарничков. Среднее положение занимают кустарники и осоки (см. рисунок).

Таким образом, арктические растения имеют световые кривые потенциальной интенсивности фотосинтеза двух типов — без насыщения и с тенденцией к насыщению при 30—70% от полного дневного освещения. Световые кривые интенсивности видимого фотосинтеза имеют четко выраженный порог светового насыщения при 10—40% от полного освещения. Наиболее эффективно используют световую энергию на фотосинтез, если судить по форме световых кривых и их углу наклона, травянистые растения — *Arctophila fulva*, *Alopecurus alpinus*, *Oxyria digyna* и *Hedysarum arcticum*, наименее эффективно — кустарничек *Vaccinium vitis-idaea*.

Наши данные не противоречат представлениям о теневыносливости арктических растений, но показывают, что при наличии благоприятных условий (высокая интенсивность освещения и насыщающая концентрация CO_2) степень их светолюбия увеличивается, причем в различной степени у разных растений. У некоторых из них эти изменения мало заметны (*Salix arctica*, *Dryas punctata* и *Vaccinium vitis-idaea*). У других они значительны, и в условиях высокого освещения и насыщающих концентраций CO_2 *Arctophila fulva*, *Alopecurus alpinus*, *Oxyria digyna*, *Hedysarum arcticum*, *Carex ensifolia*, *Eriophorum angustifolium* и *Betula nana* способны проявить крайнее светолюбие.

Данная работа выполнена в Лаборатории фотосинтеза Ботанического института им. В. Л. Комарова Академии наук СССР. Автор выражает сердечную благодарность О. В. Заленскому за руководство работой и В. Л. Вознесенскому за помощь при ее выполнении.

ЛИТЕРАТУРА

Берлянд Т. Г. (1961). Распределение солнечной радиации на континентах. — Вознесенский В. Л. (1967). Кондуктометрический прибор для измерения фотосинтеза и дыхания растений в полевых условиях. — Вознесенский В. Л., О. В. Заленский и О. А. Семихатова. (1965). Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. — Данилов А. Н. и В. А. Мариманян. (1948). Фотосинтез растений Заполярья в природных условиях. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, 6. — Иванов Л. А. (1946). Свет и влага в жизни наших древесных пород. 5-е Тимирязевское чтение. — Кислякова Т. Е. (1962). Фотосинтез и дыхание картофеля в условиях Крайнего Севера. Тр. Лабор. эволюцион. и эколог. физиологии им. акад. Б. А. Келлера, IV. — Любименко В. Н. (1935). Фотосинтез и хемосинтез в растительном мире. — Рабинович Е. (1953). Фотосинтез, 2. — Швецова В. М. (1970). Зависимость интенсивности фотосинтеза некоторых растений Западного Таймыра от температуры. Бот. журн., 55, 11. — Швецова В. М. и В. Л. Вознесенский. (1970). Суточные и сезонные изменения интенсивности фотосинтеза у некоторых растений Западного Таймыра. Бот. журн., 55, 1. — Gaastra P. (1959). Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and stomatal diffusion resistance. Meded. Land Hoogesch. Wageningen., 59. — Kostytschew S., W. Tschesnokow u. K. Basyrina. (1930). Untersuchungen über den Tagesverlauf der Photosynthese an der Küste des Eismeeres. Planta, 11. — Mooney H. A. a. W. D. Billings. (1961). Comparative physiological ecology of arctic and alpine populations of *Oxyria digyna*. Ecol. Monogr., 31. — Müller D. (1928). Die Kohlensaureassimilation bei arctischen Pflanzen und die Abhändigkeit der Assimilation von der Temperatur. Planta, 6, 1. — Wager H. G. (1941). On the respiration and carbon assimilation rates of some arctic plants as related to temperature. New phytol., 40. — Warren Wilson J. (1960). Observations on net assimilation rates in Arctic environments. Ann. Bot., 24.

Институт биологии
Коми филиала
Академии наук СССР,
Сыктывкар.

(Получено 23 X 1970).

УДК 58.036 : 576.345 : 584.12 : 576.311.347

Т. И. Иванова

ВЛИЯНИЕ 2.4-ДИНИТРОФЕНОЛА НА ДЫХАНИЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ МИТОХОНДРИЙ ПРИ РАЗЛИЧНОЙ ТЕМПЕРАТУРЕ

С 4 рисунками

T. I. IVANOVA. THE EFFECT OF 2.4-DINITROPHENOLE ON THE RESPIRATION OF PLANT MITOCHONDRIA AT DIFFERENT TEMPERATURES

Получена стимуляция дыхания под влиянием ДНФ. При 20° она составляет 20—60% и при 37° — 10—20%. Показано, что степень стимуляции зависит от состояния (степени нативности) выделенной фракции митохондрий. Повышение температуры до 37° не вызывает разобщения окисления и фосфорилирования в дыхательной цепи.

Известно, что 2.4-динитрофенол является классическим разобщителем дыхания и фосфорилирования. В практику физиологии растений он введен в 30—40-е годы нашего века и за последнее десятилетие стал весьма активно использоваться в различных областях физиологии растений (Hacket и др., 1960; Hanson и др., 1965; Азимуратова, 1967; Семихатова, 1967; Earnshaw, Truelove, 1968; Hanson и др., 1968).

В настоящее время, применяя ДНФ в опытах с различными органами растений, исследователи пытаются судить об энергетической эффективности дыхания объекта (Жолкевич, 1968; Жолкевич, Рогачева, 1968; Гордон, Бичурина, 1968; Хисамутдинова, Васильева, 1970).

До 1960 г. в опытах с растительными митохондриями не удавалось получить стимуляции дыхания под влиянием ДНФ (Pierpoint, 1960). Только в последние годы появилось большое число сообщений о том, что получены митохондрии из различных органов разных видов растений, дыхание которых стимулируется ДНФ в определенных концентрациях. ДНФ стал применяться как тест на степень сопряжения дыхания и фосфорилирования у митохондрий, выделенных как из животных, так и из растительных тканей (Wiskich и др., 1964; Lance и др., 1965; Verleur, 1965; Verleur, Uritani, 1965; Ikuma, Bonner, 1967; Кушниренко и др., 1969).

ДНФ вызывает стимуляцию дыхания в том случае, если окисление сопряжено с фосфорилированием и скорость фосфорилирования ограничивает скорость окисления.

Известно, что в случае тесного сопряжения окисления и фосфорилирования в митохондриях скорость поглощения кислорода регулируется добавлением экзогенного АДФ. Регуляция скорости окисления аденозинфосфатом носит название дыхательного контроля. Большинство работ с растительными клетками в последние годы посвящено проблеме выделения митохондрий, имеющих дыхательный контроль (Wiskich, Bonner, 1963; Verleur, 1965; Lance и др., 1967; Sarkissian, Srivastava, 1968).

В настоящее время у растений ряда видов удалось выделить митохондрии с дыхательным контролем. У таких митохондрий скорость поглощения кислорода увеличивается под влиянием ДНФ. Стимуляция дыхания под влиянием разобщителя и дыхательный контроль имеют близкую природу; они могут служить в какой-то мере показателями сопряжения окисления и фосфорилирования и характеризовать степень нативности изолированных митохондрий. В советской литературе недавно появилась первая работа, свидетельствующая об успешном получении митохондрий с дыхательным контролем (Зайцева и др., 1970).

Перед нами стояли задачи: 1) изолировать митохондрии по возможности в нативном состоянии, т. е. митохондрии, способные увеличивать поглощение кислорода под влиянием ДНФ; 2) исследовать действие ДНФ в условиях различной температуры.

Действие ДНФ на митохондрии при разной температуре не исследовано, хотя этот вопрос весьма важен и интересен (Уэбб, 1966).

Методика и результаты

Митохондрии выделяли из проростков гороха (*Pisum sativum*, сорт Зеленый ранний) по ранее описанной методике (Иванова, Семихатова, 1966) с небольшой модификацией. Дыхание определяли манометрически, об интенсивности фосфорилирования судили по убыли неорганического фосфата, который определяли видоизмененным методом Аллена (см. Чесноков, Базырина и др., 1960). Белок митохондриальной фракции определяли методом Лоури (Lowry и др., 1951).

Получение митохондрий, обнаруживающих стимуляцию дыхания под влиянием ДНФ, сопряжено с рядом методических трудностей. В работах, посвященных описанию методики выделения митохондрий с дыхательным контролем, предлагается целый ряд усовершенствований: использование безбуферной среды, применение фосфатного буфера (вместо трис-HCl буфера), использование высокомолекулярных сахаров вместо сахарозы, изменение режима центрифугирования, исключение из среды магния и т. д. Для нас наиболее интересна в этом плане обстоятельная работа Лайвн и Левин (Livne, Levin, 1967). Им удалось получить из проростков гороха митохондрии с дыхательным контролем. Анализируя различные модификации методики выделения митохондрий, эти авторы приходят к выводу, что решающую роль в работе с этим объектом играет добавление альбумина в среду гомогенизации.

В процессе нашей работы выяснилось, что для получения митохондрий, дающих стимуляцию поглощения кислорода под влиянием динитрофенола, необходимо быстро растирать ткани, применять большой объем буфера и обязательно добавлять альбумин в среду гомогенизации. Митохондрии мы выделяли как в фосфатном, так и в трис-HCl буфере, что давало одинаковые результаты.

В первой серии опытов мы изучали действие ДНФ на дыхание митохондрий при комнатной температуре. Была получена концентрационная кривая действия ДНФ на окислительную активность митохондрий при 20° и pH, равном 7.0 (рис. 1). Кривая построена по точкам, каждая из которых является средней из 3—5 параллельных определений в одном опыте. Нам удалось найти только две публикации, где приведены элементы концентрационных кривых действия ДНФ на дыхание митохондрий (Wiskich, Bonner, 1963; Wiskich и др., 1964). Эти работы выполнены на митохондриях из клубней картофеля, батата и плодов авокадо. Максимальная стимуляция поглощения кислорода, составлявшая 50—60%, наблюдалась у этих объектов при концентрации ДНФ $3-5\times10^{-5}$ М. Большинство авторов лишь отмечают, что наибольшую стимуляцию дыхания ДНФ вызывает в концентрациях 5×10^{-5} М—10^{-4} М в опытах с митохондриями животных и растений и 5×10^{-4} М в опытах с митохондриями из дрожжей (Котельникова, Звягильская, 1964). В наших опытах мы также получили максимальную стимуляцию при концентрации ДНФ, равной $3-5\times10^{-5}$ М. При уменьшении концентрации яда до 1×10^{-6} М интенсивность дыхания по сравнению с контролем не изменялась, а в концентрации выше 10^{-4} М ДНФ подавляет поглощение кислорода. Таким образом, митохондрии, выделенные из гороха, по своей реакции на ДНФ не отличаются от других объектов, описанных в литературе. Концентрационная кривая, представленная на рис. 1, построена с учетом степени нативности выделенной фракции митохондрий; данные получены на митохондриях, у которых величина Р/О контрольной пробы (без воздействия ДНФ) была не ниже 1.5. Величина стимуляции дыхания варьировала от опыта к опыту.

В литературе интенсивно обсуждается вопрос о различиях ответной реакции митохондрий на ДНФ в зависимости от их состояния по Чансу (Chance и др., 1968). Наибольшая стимуляция получается, когда митохондрии находятся в повторном 4-м состоянии. Но и в этом случае стимуляция обычно составляет не более 50—60%, в то время как внесение акцептора фосфата — АДФ ускоряет дыхание в 9 раз. Другими словами, разобщение дыхания и фосфорилирования, вызываемое ДНФ, усиливает интенсивность окисления в несколько раз меньше, чем снятие ограничения скорости дыхания акцептором фосфата. В наших опытах была получена небольшая стимуляция дыхания, составляющая 30—60%. Это объясняется тем, что митохондрии находились в 3-м состоянии по Чансу, т. е. скорость их дыхания не ограничивалась ни субстратом, ни акцептором фосфата. Поэтому и нельзя было ожидать большой стимуляции дыхания.

При проведении опытов мы обнаружили, что применение модифицированной методики выделения не всегда гарантирует получение митохондрий, дающих стимуляцию дыхания под влиянием ДНФ. В ряде случаев мы не получали стимуляции дыхания. Возможно, что причиной этого было различное состояние проростков гороха, так как при проращивании не обеспечивались факторостатные условия. Мы предположили, что степень нативности играет большую роль в реакции митохондрий на внесение ДНФ. Для выяснения этого было необходимо каким-то образом в каждом опыте характеризовать степень нативности выделенных митохондрий. Установлена целая серия биохимических и морфологических показателей, характеризующих степень нативности митохондрий (Семихатова, 1967; Семихатова, Иванова, 1967; Chance и др., 1968). Показателем степени нативности митохондрий мы, как и другие исследователи (Kerr, Wainn, 1964), выбрали величину P/O. Все опыты по изучению действия одной концентрации ДНФ мы расположили в ряд в соответствии с величинами P/O в контрольной пробе митохондрий, не подвергавшейся воздействию яда. Результаты представлены в виде графика, где на оси абсцисс отложены величины P/O контрольных проб митохондрий, а на оси ординат — интенсивность дыхания митохондрий, подвергавшихся воздействию яда (в процентах к контролю). На рис. 2 видно, что ДНФ в определенной концентрации (3×10^{-5}M) стимулирует дыхание, если величина P/O у митохондрий близка к 2.0 или во всяком случае не меньше 1.5. Но такая же концентрация яда вызывает подавление дыхания митохондрий (до 60%), если величина P/O у них была ниже 1.5.

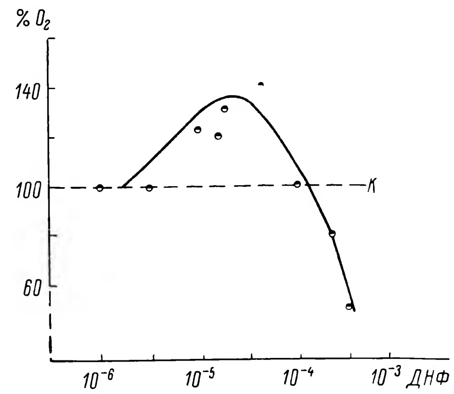


Рис. 1. Концентрационная кривая действия 2.4-ДНФ на окислительную активность митохондрий при 20° и pH=7.0.

На оси абсцисс — концентрация ДНФ; *на оси ординат* — интенсивность поглощения кислорода в процентах к контролю (*К*).

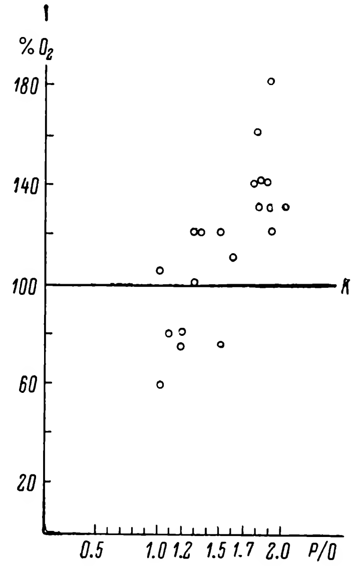


Рис. 2. Изменение окислительной активности митохондрий под влиянием 2.4-ДНФ при 20° в зависимости от исходной величины P/O (контрольная проба).

На оси абсцисс — величины P/O контрольной пробы митохондрий; *на оси ординат* — интенсивность поглощения кислорода в процентах к контролю (*К*).

Следовательно, характер действия ДНФ на дыхание митохондрий определяется степенью нативности выделенной фракции. При выделении митохондрий в неповрежденном виде наблюдается стимуляция дыхания под влиянием ДНФ, если же митохондрии сильно повреждены, то такие же концентрации яда не вызывают стимуляции или даже подавляют окисление. Именно поэтому до 1960 года исследователям не удавалось выделить из растений митохондрий, отвечающих стимуляцией дыхания на воздействие ДНФ.

Мы исследовали также действие ДНФ на дыхание митохондрий при повышенной температуре. Была получена концентрационная кривая действия ДНФ при температуре 37°, которая и представлена на рис. 3. Сравнение концентрационных кривых действия ДНФ при 20° и при 37° показывает, что концентрации яда, вызывающие наибольшую стимуляцию поглощения кислорода при 20°, обусловливают максимальную стимуляцию и при 37°. Мы не наблюдали сдвига концентрационной кривой в сторону более слабых концентраций при повышении температуры, о котором пишут некоторые авторы (Семихатова, Юдина, 1968). При повышении температуры сужаются границы концентраций яда, стимулирующего дыхание. Так, при 20° стимулирующий эффект мы получали при концентрациях 1×10^{-5}—7×10^{-5} М, а при 37° только при концентрации 5×10^{-5} М. Но при 37° ДНФ вызывает меньшую стимуляцию дыхания, чем при 20°. Кроме того, во многих опытах стимуляции совсем не было. Из 23 проведенных опытов лишь в четырех мы получили стимуляцию дыхания, равную 10—30%. В этих опытах величина Р/О выделяемой фракции составляла 1.3—1.4. Ранее мы убедились в том, что исходное состояние митохондрий (степень их нативности) имеет решающее значение в реакции митохондрий на ДНФ при 20°. Та же закономерность сохраняется и при повышенной температуре: одна и та же концентрация ДНФ оказывает различное влияние на митохондрии в зависимости от степени их нативности. Это показано на рис. 4, где на оси ординат отложены величины интенсивности дыхания (в процентах к контролю), а на оси абсцисс — величины Р/О контрольной пробы мито-

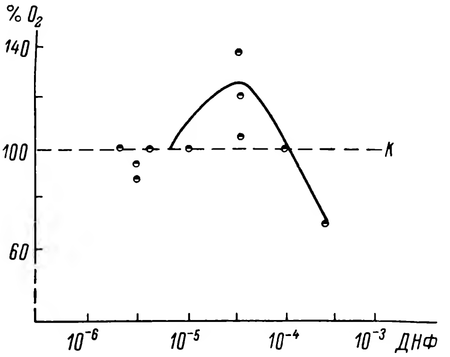


Рис. 3. Концентрационная кривая действия 2.4-ДНФ на окислительную активность митохондрий при 37° и pH=7.0

На оси абсцисс — концентрация ДНФ; *на оси ординат* — интенсивность поглощения кислорода в процентах к контролю (*К*).

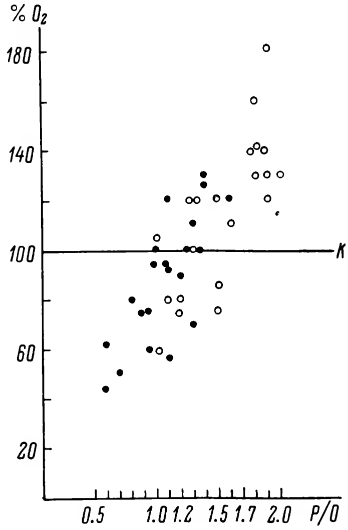


Рис. 4. Изменение окислительной активности митохондрий под влиянием ДНФ при 20 и 37° в зависимости от исходной величины Р/О (контрольная проба).

На оси абсцисс — величины Р/О контрольной пробы митохондрий; *на оси ординат* — интенсивность поглощения кислорода в процентах к контролю (*К*); *светлые кружки* — данные измерений при 20°; *темные кружки* — при 37°.

хондрий. На графике представлены результаты всех проводившихся нами опытов.

Стимуляция дыхания наблюдается только в том случае, если величина P/O митохондрии приближается к 1.5.

Как мы уже отмечали, выделение митохондрий, обладающих высокой энергетической эффективностью дыхания при повышенной температуре, весьма затруднительно. Нами разработана методика выделения митохондрий, характеризующихся высокой энергетической эффективностью дыхания при 20°. Эту методику мы применили также при определении окислительной активности этих органелл и при 37°.

То обстоятельство, что ДНФ при 37° в большинстве опытов не стимулировал поглощения кислорода, особенно при невысоких величинах P/O, еще не свидетельствует о разобщении дыхания и фосфорилирования. Отсутствие стимуляции (или ее уменьшение по сравнению с 20°) показывает лишь то, что в наших условиях скорость фосфорилирования при 37° не ограничивала скорость окисления либо ограничивала ее в меньшей степени, чем при 20°. Объяснение этого явления может быть различным. Наиболее вероятным нам кажется предположение, что в условиях высокой температуры возникает дополнительный расход энергии, который и обусловливает снятие ограничения скорости дыхания фосфорным обменом. Эта точка зрения уже высказывалась в литературе рядом авторов (Boyer, 1963; Koivusalo и др., 1965; Семихатова, 1969).

В заключение нам хотелось бы подчеркнуть, что степень стимуляции дыхания под влиянием разобщающего яда — ДНФ не может служить количественной мерой энергетической эффективности дыхания. Результаты наших опытов показали, что, хотя имеется связь между величиной P/O и процентом стимуляции дыхания под влиянием ДНФ, эта связь является только качественной.

Итак, стимуляция дыхания митохондрий динитрофенолом в наших опытах позволяет сделать вывод, что, применив модифицированную методику выделения, мы получили фракцию митохондрий, у которых процессы окисления и фосфорилирования сопряжены и скорость фосфорилирования у них ограничивает скорость дыхания. В условиях повышенной температуры (37°) мы также наблюдали стимуляцию поглощения кислорода под влиянием ДНФ. Следовательно, повышение температуры до 37° не повреждает механизма сопряжения окисления и фосфорилирования.

ЛИТЕРАТУРА

Азимуратова Р. Ж. (1967). Влияние кальция на биохимическую активность изолированных митохондрий. Автореф. диссерт. — Гордон Л. Х., А. А. Бичурина. (1968). Некоторые особенности пентозофосфатного пути дыхания растений. ДАН СССР, 179, 2. — Жолкевич В. Н. (1968). Энергетика дыхания высших растений в условиях водного дефицита. — Жолкевич В. Н., А. Я. Рогачева. (1968). Коэффициент P/O у митохондрий, выделенных из завядающих растительных тканей. Физиолог. раст., 15, 3. — Зайцева М. Г., З. В. Титова, Б. Сарсенбаев. (1970). Свойства митохондрий корней пшеницы, выращенной в различных условиях фосфатного питания. Физиолог. раст., 17, 5. — Иванова Т. И., О. А. Семихатова. (1966). Действие замораживания на окислительное фосфорилирование митохондрий проростков гороха. Бот. журн., 52, 9. — Котельникова А. Я., Р. А. Звягильская. (1964). Влияние ингибиторов на окислительное фосфорилирование в митохондриях дрожжей *Endomyces magnusii.* Микробиология, 33, 2. — Кушниренко С. В., Е. Б. Куркова, А. Я. Рогачева, В. Н. Жолкевич. (1969). Влияние низких положительных температур на окислительное фосфорилирование и ультраструктуру митохондрий у *Cucumis sativus* L. Физиолог. раст., 16, 3. — Семихатова О. А. (1967). Методы оценки энергетической эффективности дыхания растений. — Семихатова О. А. (1969). Смена дыхательных систем. — Семихатова О. А., Т. И. Иванова. (1967). О морфологических и биохимических показателях, характеризующих состояние митохондрий во фракции. Матер. ко II Всес. симпоз. по применению электрон. микроскопии в бот. исследованиях. Киев. — Семихатова О. А., О. С. Юдина. (1968). Применение 2,4-динитрофенола для оценки энергетической эффективности дыхания листьев при разной температуре. Физиолог. раст., 15, 2. — Уэбб Л. (1966). Ингибиторы ферментов и метаболизма. — Хисамутдинова В. И., И. М. Васильева. (1970). Изменения в энергетике дыхания узлов кущения озимой пшеницы при закаливании. Физиолог. раст., 17,

5. — Чесноков В. А., Е. Н. Базырина, Т. М. Бушуева, Н. Л. Ильинская. (1960). Выращивание растений без почвы. — Boyer R. E. (1963). Regulation of energy metabolism during acclimatization of laboratory rats to a cold environment. Federat. Proc., 22, 874. — Chance B., W. Bonner, B. Storey. (1968). Electron transport in respiration. Ann. Rev. Plant. Physiol., 19. — Earnshaw M., B. Truelove. (1968). Swelling and contraction of Phaseol hypocotyl mitochondria. Plant Phys., 43, 1. — Ikuma N., W. Bonner. (1967). Properties of higher plant mitohondria. II. Effect of DNF, M-CL-CCP, oligomycin on respiration of mung bean mitohondria. Plant Physiol., 42, 10. — Hacket D., B. Rise, C. Schmid. (1960). The partial dissociation of phosphorylation from oxidation in plant mitochondria by respiratory chain inhibitors. Journ. Biol. Chem., 235, 10. — Hanson J. B., S. S. Malhorta, C. D. Stoner. (1965). Action of calcium on corn mitochondria. Plant Physiol., 40, 6. — Hanson J. B., J. M. Raynold, S. W. Dumford. (1968). Uncoupling of respiration-linked contraction in corn mitochondria. Plant Physiol., 43, 5. — Kerr M. W., R. L. Wain. (1964). The uncoupling of oxidative phosphorylation in pea shoot mitochondria by 3-5 diiod-4 hydroxylenzonitrile and related compounds. Ann. Appl. Biol., 54, 441. — Koivusalo M., E. C. Slater. (1965). On the yield of respiratory chain phosphorylation. Biochem. Ztschr., 342, 1. — Lance C., G. Hobson, R. Young, J. Biale. (1965). Metabolic proccess in cytoplasmic particles of *Avacado* fruit. VII. Oxidative and phosphorylative activities throughout the climacteric cycle. Plant Physiol., 40, 6. — Livne A., N. Levin. (1967). Tissue respiration and mitochondrial oxidative phosphorylation of NACl-treated pea seedlings. Plant Physiol., 42, 3. — Lowry O. H., N. J. Rosebrong, A. L. Farr, R. Randall. (1951). Protein measurement with the Folin phenol reagent. Journ. Biol. Chem., 193, 1. — Pierpoint W. S. (1960). Mitochondrial preparation from the leaves of Tobacco (*Nicotiana tabacum*). II. Oxidative phosphorylation. Biochem. Journ., 75, 3. — Sarkissian J., H. Srivastava. (1968). On methods of isolations of active tightly coupled mitochondria of wheat seedlings. Plant Physiol., 43, 9. — Verleur J. (1965). Studies on the isolation of mitochondria from potato tuber tissue. Plant Physiol., 40, 6. — Verleur J., I. Uritani. (1965). Mitochondrial activity in healthy white potato tuber and in potato infected with *Ceratocystis fimbriata*. Agr., Biol. Chem., 20, 369. — Wiskich J., W. Bonner. (1963). Preparation and properties of sweet potato mitochondria. Plant Physiol., 3, 85. — Wiskich J., R. Young, J. Biale. (1964). Metabolic processes in cytoplasmic particles of the *Avocado* fruit. VI. Controlled oxidation and coupled phosphorylation. Plant Physiol., 39, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 25 III 1970).

УДК 581.5 ±581.1 : 551.43 : 58

В. П. Беденко, Л. Ф. Белослюдова, Л. И. Киселева, Р. И. Шокова

К ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ ХАРАКТЕРИСТИКЕ НЕКОТОРЫХ ГОРНЫХ РАСТЕНИЙ

С 4 рисунками

V. P. BEDENKO, L. F. BELOSLIUDOVA, L. I. KISELIOVA AND R. I. SHOKOVA. A CONTRIBUTION TO THE ECOLOGO-PHYSIOLOGICAL CHARACTERIZATION OF CERTAIN MOUNTAIN PLANTS

Проведено сравнительное эколого-физиологическое исследование ряда дикорастущих растений в естественных условиях их обитания в пределах двух поясов Заилийского Алатау (1500 и 2200 м над ур. м.). Некоторые изученные физиологические показатели (ассимиляционная деятельность, водный режим и окислительно-восстановительная активность) с высотой возрастают, что свидетельствует об усилении метаболических процессов в растениях; это, очевидно, положительно влияет на ростовые и органообразовательные процессы в условиях гор.

Поясность в распределении растительности в горах является следствием закономерного изменения основных климатических факторов: света, температуры и осадков. В связи с этим важно выяснить те приспособительные физиологические реакции, которые вырабатываются у растений в условиях горного климата.

У всех растений можно наблюдать общие черты ассимиляционного процесса, связанные с приспособлением к комплексу факторов горного климата: повышенная интенсивность фотосинтеза, способность ассимилировать при низких отрицательных температурах и низких концентрациях углекислоты, резкие колебания дневного хода фотосинтеза, адаптация к высокой интенсивности освещения (Bonnier, 1895; Henrici, 1920—1921; Blagowestschenskii, 1935; Mönch, 1937; Cartellieri, 1940; Заленский, 1954, 1961; Tranquillini, 1955; Глаголева и Филиппова, 1965; Насыров и Рахманина, 1965; Нахуцришвили, 1965; Днепровский, 1965). Изменения интенсивности фотосинтеза с высотой произрастания в основном определяются экологическим типом растений и спецификой их ассимиляционного аппарата. Поэтому разные растения в различных по климатическим условиям высокогорьях реагируют на одинаковые внешние условия по-разному (Заленский, 1961, 1963).

Нами впервые была изучена ассимиляционная деятельность дикорастущих растений в условиях сравнительно влажных гор Заилийского Алатау.

При изучении приспособления растений к различным условиям существования большое внимание уделяется водному режиму (Генкель, 1946; Максимов, 1952; Петинов, 1957; Коновалов, 1963, и др.). Исследования водного режима растений в высокогорьях Советского Союза немногочисленны. На Памире водный режим изучали В. М. Свешникова (1965) и Н. Н. Измайлова (1965), в Гиссарском высокогорье — Ю. С. Насыров и К. П. Рахманина (1965), в горах Юго-Восточного Алтая — Ю. М. Днепровский (1965), в Заилийском Алатау — С. О. Гребинский (1944).

Изучение водного режима и ассимиляционной деятельности дикорастущих растений Заилийского Алатау представляет интерес, поскольку здесь наряду с такими особенностями горного климата, как низкие температуры воздуха и почвы и высокая инсоляция, наблюдается повышение влажности воздуха и почвы с высотой.

Рядом авторов (Гребинский, 1941, 1944; Костенко, 1943; Курсанов и Крюкова, 1945; Рубин и др., 1945; Кезели и Чрелашвили, 1947) установлено, что окислительно-восстановительная активность тканей повышается с увеличением высоты местообитания растений. Такая же закономерность установлена и в отношении содержания аскорбиновой кислоты (Федорова, 1959).

Приведенные данные свидетельствуют о значительных сдвигах в направленности ряда физиологических процессов у растений, обеспечивающих их жизнедеятельность в условиях гор. Но в указанных работах недостаточно учитывалась связь физиологических процессов и онтогенетического состояния растений. Исследования же в этом плане представляют интерес для выяснения степени лабильности приспособительных реакций.

Районы, объекты и методы исследования

Исследования проводились на двух участках, расположенных на высоте 1500 и 2200 м над ур. м. на северных склонах Заилийского Алатау, в бассейне р. Малой Алмаатинки.

Участок, расположенный на высоте 1500 м над ур. м., находится в луговостепном поясе. Здесь большое место занимает травянистая растительность с зарослями степных кустарников, участками лиственных лесов и ели тяньшанской. Почва — сильно выщелоченный горный чернозем на лёссовидном суглинке, с мощным гумусовым слоем (до 85 см). Безморозный период — 164 дня.

С высотой суточный ход температуры становится более ровным, что характерно для влажного высокогорья, причем абсолютные максимумы температуры приближаются к оптимальным для растений условиям. Так, максимальная температура летом не превышает 32°, средняя же температура самого теплого месяца июля 19.5°. Годовое количество осадков 770 мм.

Участок на высоте 2200 м расположен в поясе хвойных лесов с преобладающей породой — елью тяньшанской. Обычно участки ели в этом поясе чередуются с лугами, занимающими большую часть площади. Почва — тяжелый суглинистый чернозем. Безморозный период — 111 дней. Максимальная температура летом также достигает 32°, однако средняя температура июля не превышает 15.4°. Годовое количество осадков 800 мм.

Метеорологические показатели в годы исследований были близки к средним многолетним данным (табл. 1). Значительные различия наблюдались в сумме осадков. За вегетационный период в 1963 г. в высокогорье выпало больше осадков, чем в 1962 г.

ТАБЛИЦА 1

Изменения основных показателей микроклимата по фазам развития растений и годам исследования (1962, 1963 гг.)

Фазы развития	Высота над ур. м. (в м)	Температура воздуха (в °С)		Относительная влажность воздуха (в %)		Влажность почвы в % (0—30 см)		Температура почвы (в °С)
		1962	1963	1962	1963	1962	1963	1963
Розетка	1500	16.3	11.0	57.0	81.5	23.9	21.8	19.5
	2200	—	16.4	—	44.0	22.7	31.1	—
Бутонизация	1500	21.1	12.9	41.8	76.3	22.7	26.7	13.5
	2200	15.4	16.9	53.7	61.6	—	29.9	10.3
Цветение	1500	15.7	22.5	54.2	58.0	22.7	19.3	14.5
	2200	17.8	16.7	38.5	64.6	31.4	24.4	9.5
Начало плодоношения. .	1500	17.1	19.5	58.3	79.3	23.1	18.7	—
	2200	20.1	17.1	34.3	77.3	20.5	26.2	13.0
Полное плодоношение. .	1500	22.0	16.5	42.5	—	19.2	15.6	14.2
	2200	17.2	16.8	38.3	—	16.7	28.9	—

Объектами исследования были следующие растения: *Ligularia macrophylla* (Ledeb.) DC. (сложноцветные), *Aconitum leucostomum* Worosch. (лютиковые) и *Rumex tianschanicus* A. Los. (гречишниковые).

На разных высотах эти растения различались по размерам. Так, у аконита и щавеля размер стеблей и величина листовой пластинки с высотой увеличивались, а у лигулярии уменьшались (табл. 2). Следовательно, у этих растений различные высотные экологические оптимумы.

ТАБЛИЦА 2

Влияние экологических условий на размеры растений в см (1963 г.)

Вид	Фаза	Высота над ур. м. (в м)					
		1500			2200		
		высота растений	лист		высота растений	лист	
			длина	ширина		длина	ширина
Aconitum leucostomum	Розетка	—	—	22.5	—	12.9	24.1
	Бутонизация	—	16.7	30.2	113	13.7	24.7
	Цветение	147	—	—	172	15.6	29.3
Rumex tianschanicus	Розетка	—	23.9	16.1	—	25.8	15.6
	Бутонизация	—	26.6	23.8	130	30.7	18.4
	Цветение	167	31.1	19.0	173	30.4	20.1
Ligularia macrophylla	Розетка	—	28.3	19.9	—	33.2	21.7
	Бутонизация	—	38.2	22.0	93	27.3	—
	Цветение	196	51.5	28.6	148	39.2	22.8

Исследования проводились на листьях четвертого яруса с учетом основных фаз развития растений. Для анализов использовалась средняя часть листовой пластинки; проба состояла из 10—15 растений. Для определения показателей водного режима и окислительно-восстановительных процессов образцы брали в 8—9 часов утра, а для учета ассимиляции — в течение суток (с 5 часов утра до 5 часов следующего дня, через 4 часа).

Ассимиляционная деятельность растений учитывалась по содержанию органического углерода в листьях (Баславская и Трубецкова, 1964; Беденко и др., 1967). Из показателей водного режима растений определяли фракционный состав воды методом А. Ф. Маринчик (1957), концентрацию клеточного сока листьев — рефрактометрическим методом и водоудерживающую способность листьев растений — по методу А. А. Ничипоровича (1926). Все определения проводились в двукратной повторности, а водоудерживающая способность — в четырехкратной. Для характеристики окислительно-восстановительных процессов изучали активность каталазы (по Баху и Опарину — см. М. Бах, 1950) и пероксидазы (Починок, 1955); содержание аскорбиновой кислоты определяли по Прокошеву (Белозерский, Проскуряков, 1951).

Результаты исследований

Ассимиляционная деятельность растений

Полученные нами данные показывают, что содержание углерода в листьях растений, обитающих на большей высоте, во все фазы развития было значительно выше (рис. 1). Результаты наших исследований согласуются с литературными данными (см. выше) об интенсификации ассимиляционной деятельности растений с высотой. С увеличением высоты ассимиляционная деятельность более всего повышается у лигулярии, в меньшей степени — у щавеля тяньшанского и аконита.

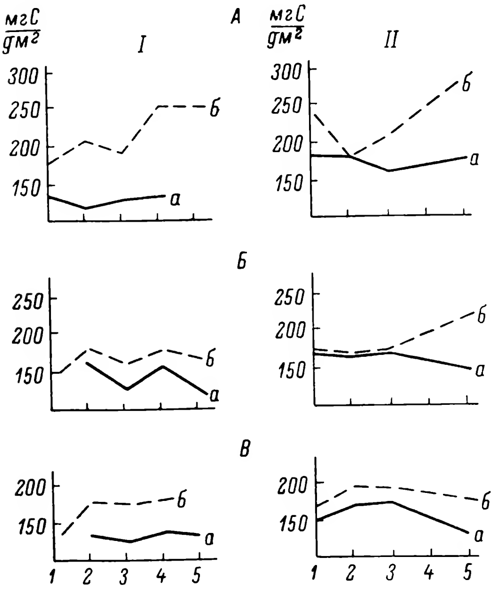


Рис. 1. Сезонная динамика общего содержания органического углерода (в мг на 1 дм^2 листовой поверхности) в листьях горных растений, обитающих на разных высотах.

А — лигулярия; *Б* — аконит; *В* — щавель тяньшанский. Высота в метрах над ур. м.: *а* — 1500; *б* — 2200. Фазы развития: *1* — розетка; *2* — бутонизация; *3* — цветение; *4* — начало плодоношения; *5* — полное плодоношение. Годы наблюдения: *I* — 1962; *II* — 1963.

Данные по суточной динамике углерода в листьях (рис. 2) показывают, что, как правило, количество его и, следовательно, содержание органического вещества значительно повышается с 5 до 9 часов утра, затем снижается к 13 часам, вновь заметно повышается к 17 часам и падает к 5 часам утра следующего дня. В большинстве случаев суточная динамика содержания углерода на обеих высотах выражается двухвершинными кривыми обычно с максимумами в 9, 13 или 17 часов. Эти кривые у исследуемых видов растений имеют более или менее сходный характер. Видовые различия проявляются в абсолютных величинах содержания органического углерода.

С высотой увеличивается амплитуда суточных колебаний содержания углерода. Высокая амплитуда колебаний ассимиляционной деятельности рассматривается некоторыми авторами (Заленский, 1944; Коновалов, 1963) как особенность растений, хорошо приспособленных к данным условиям. В связи с этим есть основание полагать, что экологический оптимум исследованных растений находится на высоте около 2200 м над ур. м.

Рассмотрим данные о динамике процессов накопления и трат органического вещества листьями за сутки. Эти показатели тесно связаны со скоростью переработки и оттока ассимилятов и интенсивностью дыха-

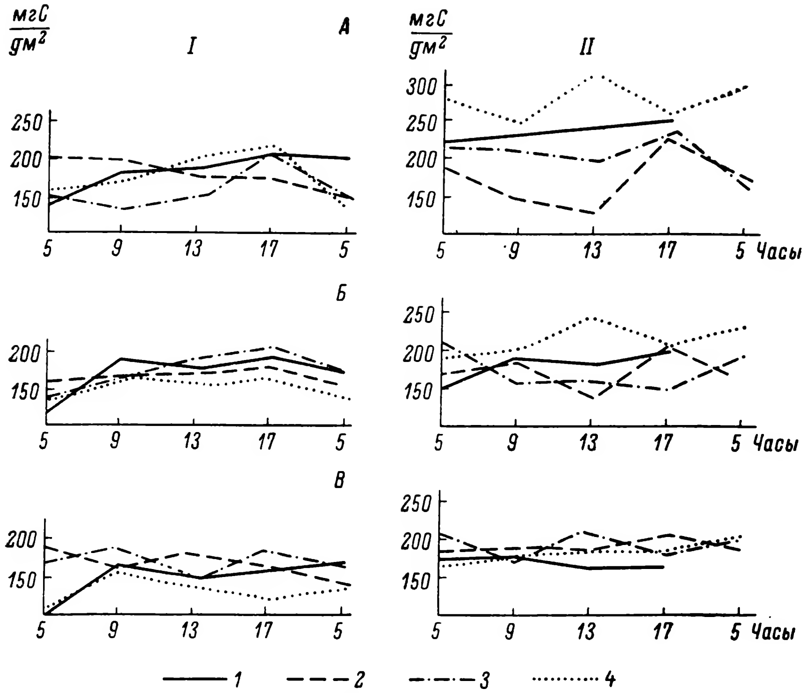


Рис. 2. Суточная динамика общего содержания органического углерода в листьях горных растений, обитающих на разных высотах.

А — лигулярия; *Б* — аконит; *В* — щавель тяньшанский. Высота в метрах над ур. м.: *I* — 1500; *II* — 2200. Фазы развития: *1* — розетка; *2* — бутонизация; *3* — цветение; *4* — плодоношение.

ния; они отражают дневную и суточную ассимиляцию за вычетом всех трат углерода растением.

Как показывают данные рис. 3, величины дневной ассимиляционной деятельности растений значительно варьируют. В отдельные фазы раз-

ТАБЛИЦА 3

Содержание растворимых сахаров в листьях горных растений, обитающих на разных высотах (средние величины за вегетацию в % на абсолютно сухое вещество)

Вид		Высота над ур. м. (в м)	Моно-сахара	Сахароза	Мальтозо-подобные сахара	Сумма сахаров
		1962 год				
Ligularia macrophylla	стеблевой лист	1500	2.0	4.1	0.9	7.1
		2200	3.0	3.9	1.3	8.2
	розеточный лист	1500	2.4	4.5	0.9	7.8
		2200	2.1	5.6	2.4	10.1
Aconitum leucostomum		1500	4.7	2.4	3.7	10.8
		2200	4.1	3.2	4.0	11.3
Rumex tianschanicus		1500	6.1	0.9	0.7	7.7
		2200	6.2	1.4	1.7	9.2
		1963 год				
Ligularia macrophylla	стеблевой лист	1500	1.4	4.7	1.1	7.1
		2200	4.1	5.0	—	9.1
	розеточный лист	1500	2.1	5.2	1.4	8.8
		2200	4.0	5.6	4.6	11.1
Aconitum leucostomum		1500	3.4	1.7	5.1	10.2
		2200	5.5	4.3	4.5	14.3
Rumex tianschanicus		1500	4.9	1.8	3.4	10.0
		2200	5.5	2.4	3.9	11.8

вития растений эти величины имеют отрицательные значения, что, очевидно, указывает на преобладание расхода органического вещества над его накоплением. Наибольшие величины дневного расхода органического вещества наблюдаются в фазы бутонизации и цветения, что, по-видимому, связано с активизацией процессов переработки ассимилятов в эти периоды. Вместе с тем величина дневной ассимиляции в сильной степени зависит и от погодных условий, предшествующих определению и в период опыта.

По нашим данным, нет определенной зависимости величины дневной ассимиляционной деятельности растений от высоты. У аконита эта величина с увеличением высоты местообитания уменьшалась в оба года исследований. У лигулярии и щавеля тяньшанского в один вегетационный период наблюдалась такая же закономерность, а в другой — противоположная.

Данные о вечерних и ночных тратах органического вещества в листьях в результате оттока и дыхания показывают, что с высотой интенсивность этих процессов резко падает, особенно у лигулярии и аконита. Вместе с тем эти данные говорят о возможности значительной ассимиляции растений в вечерние и ранние утренние часы (рис. 3).

Величины, характеризующие итог суточной ассимиляционной деятельности растений, также значительно варьируют в ходе вегетации (рис. 3). В целом в начале вегетации (фаза розетки) у всех растений в итоге суточной работы листьев преобладают процессы накопления органического вещества. В фазу бутонизации на высоте меньшей и в фазу цветения на большей высоте преобладают траты органического вещества. В фазу плодоношения расход органического вещества резко падает и вновь начинают преобладать процессы его накопления (рис. 3).

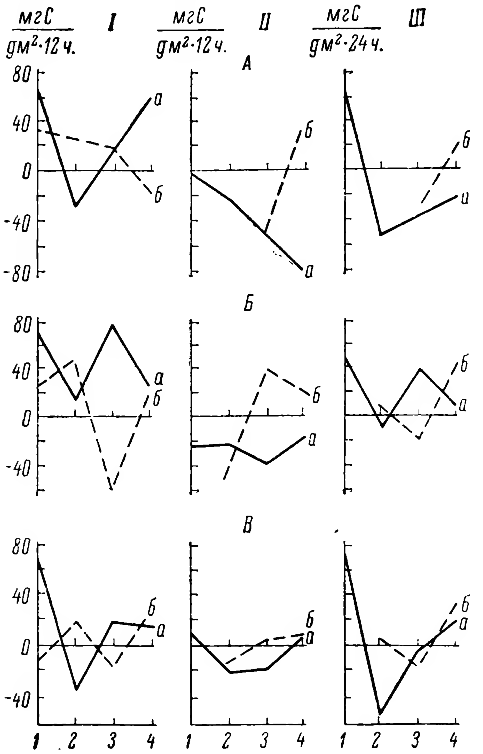


Рис. 3. Сезонная динамика накопления и трат органического углерода листьями за сутки у горных растений, обитающих на разных высотах.

А — лигулярия; *Б* — аконит; *В* — щавель тяньшанский. *I* — дневное накопление углерода в мг на 1 $дм^2$ листовой поверхности за 12 часов (5.00—17.00); *II* — вечерние и ночные траты углерода в мг на 1 $дм^2$ листовой поверхности за 12 часов (17.00—5.00); *III* — суточный итог накопления и трат углерода в мг на 1 $дм^2$ листовой поверхности за 24 часа. Высота в метрах над ур. м.: *а* — 1500; *б* — 2200. Фазы развития: *1* — розетка; *2* — бутонизация; *3* — цветение; *4* — плодоношение.

С высотой трата органического углерода несколько падает, особенно у лигулярии (рис. 3). По-видимому, этим и объясняется более сильное повышение накопления продуктов ассимиляции у лигулярии по сравнению с другими видами.

С высотой происходит заметное увеличение содержания в листьях отдельных сахаров и их суммы (табл. 3).

Водный режим растений

Исследования показали (рис. 4), что у растений, обитающих на высоте 2200 м, содержание общей воды в листьях в течение всего вегетационного периода было несколько ниже (76—83%), чем на высоте 1500 м (80—89%).

Более существенные различия отмечены между содержанием связанной и свободной воды. С высотой количество связанной воды в листьях изученных растений значительно увеличивается, в отдельные фазы развития — в 2 раза. Так, на высоте 2200 м в фазе розетки в листьях аконита связанной воды было 44%, а на высоте 1500 м — только 21%; в фазе бутонизации соответственно 56 и 44%. Количество свободной воды в листьях с высотой уменьшается. Отношение связанной воды к свободной с высотой значительно увеличивается.

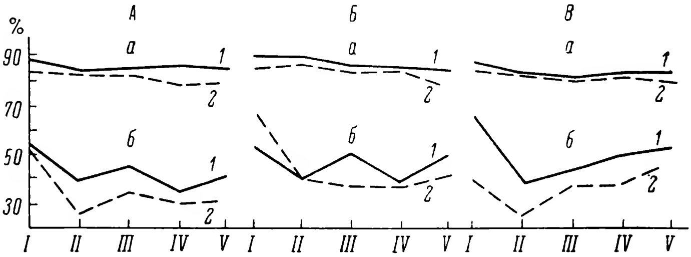


Рис. 4. Сезонная динамика содержания общей (*а*) и свободной (*б*) воды (в %) в листьях горных растений, обитающих на разных высотах.

А — щавель тяньшанский; *Б* — лигулярия; *В* — аконит. Высота в метрах над ур. м.: *1* — 1500; *2* — 2200. Фазы развития: *I* — розетка; *II* — бутонизация; *III* — цветение; *IV* — начало плодоношения; *V* — полное плодоношение.

Наибольшие колебания содержания общей воды в листьях в течение вегетации отмечены на высоте 2200 м (табл. 4). В то же время на этой высоте амплитуды колебаний содержания связанной и свободной воды снижаются по сравнению с высотой 1500 м, что наблюдалось у щавеля и лигулярии.

ТАБЛИЦА 4

Пределы колебаний содержания различных форм воды в листьях (разница между максимальными и минимальными величинами процентного содержания в течение вегетации)

Вид	Формы воды					
	общая		связанная		свободная	
	высота над ур. м. (в м)					
	1500	2200	1500	2200	1500	2200
Rumex tianschanicus . . .	1.6	5.9	8.8	8.5	8.4	6.0
Ligularia macrophylla . . .	4.6	3.7	14.5	5.6	11.7	4.1
Aconitum leucostomum . .	1.8	2.3	13.5	23.1	13.7	20.8

Показателем водообеспеченности растений наряду с соотношением разных форм воды является концентрация клеточного сока. По нашим данным, с высотой концентрация клеточного сока листьев увеличивается (табл. 5). У щавеля на высоте 2200 м в фазах цветения и начала плодоношения она составляла 5.8 и 8.8% сухого вещества, а на высоте 1500 м соответственно 5.1 и 6.2%. У лигулярии и аконита концентрация клеточного сока с высотой, как правило, возрастала.

Большое значение в устойчивости растений имеет водоудерживающая способность (Сергеев и др., 1961, 1963; Коновалов, 1963). Водоудерживающая способность листьев в зависимости от высоты местообитания изменяется довольно значительно. На высоте 1500 м в первый же час опытов листья теряли до 20% влаги и более, в то время как на высоте 2200 м водоотдача составляла лишь 7—16% (табл. 6). В последующие часы это различие сохранялось. Разница в водоудерживающей способ-

ТАБЛИЦА 5

Концентрация клеточного сока листьев (в %) в зависимости от высоты местообитания

Вид	Высота над ур. м. (в м)	Фаза розетки	Бутонизация	Цветение	Начало плодоношения	Полное плодоношение
Rumex tianschanicus . . .	1500	3.4	5.4	5.1	6.2	5.0
	2200	5.1	5.6	5.8	8.8	7.4
Aconitum leucostomum . . .	1500	6.6	10.9	11.4	11.0	12.0
	2200	9.3	11.6	11.2	11.3	16.1
Ligularia macrophylla . . .	1500	3.7	5.1	5.4	8.2	7.7
	2200	4.3	5.9	3.9	8.7	10.6

ТАБЛИЦА 6

Водоудерживающая способность листьев (процент потери воды от первоначального веса)

Вид	Фазы развития	Высота над ур. м. (в м)	Часы опыта				
			1	2	3	4	5
Ligularia macrophylla	Бутонизация	1500	16.6	18.9	21.3	24.4	—
		2200	14.9	22.0	27.1	31.9	—
	Цветение	1500	21.2	25.1	28.8	31.7	36.1
		2200	16.4	21.8	25.1	26.8	30.4
	Начало плодоношения	1500	26.2	31.5	35.3	40.4	—
		2200	6.9	13.9	18.1	20.2	—
Rumex tianschanicus	Бутонизация	1500	15.1	19.6	22.1	—	28.2
		2200	7.4	10.2	12.0	16.1	22.1
	Цветение	1500	22.0	27.9	33.7	—	39.7
		2200	13.0	21.6	26.6	31.0	39.2
	Начало плодоношения	1500	23.8	26.5	35.9	41.6	51.1
		2200	9.6	15.0	20.1	24.5	30.7
Aconitum leucostomum	Бутонизация	1500	15.2	17.4	19.3	—	23.6
		2200	5.1	8.6	11.5	14.7	26.0
	Цветение	1500	18.9	23.9	28.0	—	33.2
		2200	12.1	19.8	26.1	—	30.6
	Начало плодоношения	1500	17.9	27.2	34.1	40.4	46.5
		2200	9.5	16.9	26.2	40.0	50.1

ности в зависимости от высоты наиболее значительна в фазу плодоношения.

Таким образом, с увеличением высоты обитания у растений уменьшаются общая обводненность и содержание свободной воды в листьях, увеличивается количество связанной воды, повышается концентрация клеточного сока и возрастает водоудерживающая способность.

Окислительно-восстановительная активность

Исследования показали, что окислительно-восстановительная активность изученных ферментов в листьях закономерно изменялась с высотой обитания; эта закономерность сохранялась в разные годы, несмотря на колебания активности ферментов, связанные с различиями метеорологических условий вегетационных периодов 1962—1963 годов (табл. 1 и 7).

Активность каталазы в листьях, как правило, увеличивалась с высотой (табл. 7).

Видовые особенности растений в отношении активности каталазы со-

ТАБЛИЦА 7

Влияние высоты местообитания на ферментативную активность каталазы (в мл 0.1 N $KMnO_4$), содержание аскорбиновой кислоты (мг %) и активность пероксидазы (мг Со в г сырой навески листьев)

Вид	Год	Высота над ур. м. (в м)							
		1500				2000			
		фазы развития							
		1	2	3	4	1	2	3	4
		Каталаза							
Rumex tianschanicus	1962	167	342	208	88	212	314	202	275
Ligularia macrophylla	1962	59	90	94	56	206	160	154	159
Rumex tianschanicus	1963	316	452	376	236	440	468	292	244
Ligularia macrophylla	1963	114	134	106	124	400	228	114	88
		Аскорбиновая кислота							
Rumex tianschanicus	1962	63	112	139	46	144	190	157	181
Ligularia macrophylla	1962	23	20	29	28	46	54	41	40
Aconitum leucostomum	1962	50	68	56	32	71	84	77	36
Rumex tianschanicus	1963	113	230	169	141	265	290	196	128
Ligularia macrophylla	1963	55	49	54	56	33	78	40	57
Aconitum leucostomum	1963	18	104	86	82	194	148	116	80
		Пероксидаза							
Rumex tianschanicus	1962	19	—	19	32	19	25	—	—
Ligularia macrophylla	1962	—	10	13	11	14	12	16	9
Aconitum leucostomum	1962	19	60	24	50	59	77	147	303

Фазы развития: 1 — бутонизация, 2 — цветение, 3 — начало плодоношения, 4 — конец плодоношения.

хранялись независимо от экологических условий высоты местообитания. Например, высокая активность каталазы отмечена у щавеля и низкая — у лигулярии; у аконита каталаза не обнаружена. Возможно, что ее активность ингибируется алкалоидами — аконитином и зонгорином, которые синтезируются этим растением (Орехов, 1955).

С увеличением высоты обитания у изучаемых растений накопление аскорбиновой кислоты проходило более интенсивно. Усиливались видовые различия в ее содержании.

Листья щавеля отличались повышенным содержанием аскорбиновой кислоты (табл. 7). У аконита содержание аскорбиновой кислоты было ниже, у лигулярии еще ниже. У лигулярии окислительно-восстановительные процессы протекали значительно слабее, чем у других видов, это объясняется, в частности, более продолжительным периодом вегетации — розеточные листья до глубокой осени остаются зелеными и жизнедеятельными.

У щавеля, растущего на высоте 1500 м, повышенное содержание аскорбиновой кислоты отмечалось с фазы цветения до начала формирования плодов, а затем следовало резкое снижение. Содержание аскорбиновой кислоты у аконита было значительно выше, чем у щавеля, и накопление ее происходило без резко выраженных скачков, с небольшими различиями на разных высотах (табл. 7).

Активность пероксидазы зависела как от видовых особенностей растений, так и от характера местообитания. Листья лигулярии и щавеля по сравнению с аконитом отличались пониженной активностью пероксидазы (табл. 7). По-видимому, повышенная активность пероксидазы у аконита связана с явлением, отмеченным А. Н. Бахом (1950), а именно — распределением перекиси между каталазой и пероксидазой в присутствии окисляемого субстрата. У аконита активность каталазы не обнаружена, поэтому разложение перекиси у этого растения, очевидно, осуществляется только пероксидазой.

Итак, окислительно-восстановительные процессы у изученных растений усиливаются с увеличением высоты их обитания, что, очевидно, связано с активными процессами их адаптации к условиям высокогорий.

Заключение

Сравнительное изучение некоторых дикорастущих растений на различных высотных уровнях в Заилийском Алатау показало, что с высотой обитания исследованные физиологические процессы закономерно изменяются.

У всех изученных видов с высотой возрастает содержание органического углерода в листьях, что свидетельствует об увеличении общей продуктивности единицы площади листа с высотой. С увеличением высоты возрастает накопление сахаров. Рядом авторов отмечалось преобладание этой группы углеводов у растений, произрастающих на больших высотах (Гребинский, 1944; Рейнус, 1960).

С увеличением высоты обитания уменьшается содержание общей воды, возрастает доля связанной воды, увеличивается концентрация клёточного сока и водоудерживающая способность листьев.

На активизацию обменных процессов у растений с увеличением высоты обитания указывает и повышение интенсивности окислительно-восстановительных процессов (ферментативная активность в листьях).

Нам представляется, что изменения водного режима растений с высотой в сочетании с усилением ассимиляционной деятельности и окислительно-восстановительной активности свидетельствуют об усилении метаболитических процессов, что положительно влияет на продуктивность. Действительно, с высотой у этих растений возрастает интенсивность ростовых и органообразовательных процессов.

Общность в характере приспособительных реакций на высотный фактор не исключает видовых различий у изучаемых растений. Это относится прежде всего к абсолютным величинам указанных показателей и к их изменению в онтогенезе растений. Так, у этих видов различна амплитуда изменчивости общего содержания углерода в зависимости от высоты. Наблюдаются и различия в динамике накопления и трат органического углерода листьями. Так, у лигулярии с увеличением высоты траты органического углерода в листьях за сутки снижаются в большей степени, чем у других видов. Это, очевидно, объясняет значительное повышение уровня ее ассимиляционной деятельности с высотой.

Значительные различия найдены нами у изученных видов в содержании связанной воды и концентрации клеточного сока листьев, в общей обводненности листа и его водоудерживающей способности.

Увеличение содержания аскорбиновой кислоты в листьях с высотой сопровождается увеличением активности окислительно-восстановительных процессов. Изученные виды различаются по абсолютным значениям этих показателей и их изменениям в онтогенезе.

Таким образом, при усилении с высотой обитания метаболических процессов у всех исследованных растений они проявляют значительные видовые различия, выражающиеся прежде всего в абсолютных величинах изученных показателей, в их динамике в онтогенезе.

Полученные нами данные о влиянии высоты обитания на интенсивность и направленность изученных физиологических процессов дикорастущих растений в целом согласуются с известными закономерностями экологической изменчивости (Заленский, 1961).

Изменения физиологических показателей с высотой, установленные нами, представляют результат процессов регуляции в растениях. Эти изменения, по-видимому, определяются не глубокой перестройкой типа обмена веществ и наследственной природы организма, а являются главным образом следствием изменений ферментативной активности. Влияние высотного фактора сказывается на соотношении скоростей синтеза и распада веществ, накопления или расходования веществ и энергии. С этим связано стимулирующее действие горного климата на физиологические процессы и общую продуктивность растений.

ЛИТЕРАТУРА

Баславская С. С., О. М. Трубецкова. (1964). Практикум по физиологии растений. — Бах А. Н. (1950). Собрание трудов по химии и биохимии. — Беденко В. П., К. К. Войновская, А. М. Мыц, С. Д. Назаренко, Г. П. Ушарова. (1967). Фотосинтетическая деятельность яровых пшениц, возделываемых в предгорной и среднегорной зонах Заилийского Алатау. Тр. 1-й конф. биохимиков республик Средней Азии и Казахстана. — Белозерский А. Н., Н. И. Проскуряков. (1951). Практическое руководство по биохимии растений. — Генкель П. А. (1946). Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения. Тр. Инст. физиолог. раст. АН СССР, 5, 1. — Глаголева Т. А. и Л. А. Филиппова. (1965). Особенности фотосинтеза растений в условиях высокогорий Памира. Пробл. ботаники, VII. — Гребинский С. О. (1941). Витамин С и окислительные ферменты у высокогорных растений. Биохимия, 6, 3. — Гребинский С. О. (1944). Физиолого-биохимические особенности горных растений. Усп. совр. биолог., 18, 2. — Днепровский Ю. М. (1965). Сравнительные физиологические исследования некоторых экологических групп полезных растений Юго-Восточного Алтая. Третье совещ. по вопросам изучения и освоения флоры и растит. высокогорий. Тез. докл. — Заленский О. В. (1944). Фотосинтез и дыхание культурных растений в условиях Восточного Памира. Изв. Тадж. ФАН СССР, 8. — Заленский О. В. (1954). Фотосинтез растений в естественных условиях. Вопр. бот., 1. — Заленский О. В. (1955). Фотосинтез и морозоустойчивость сельскохозяйственных растений в условиях высокогорного Памира. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, 10. — Заленский О. В. (1961). Физиологические процессы растений в условиях высокогорий. Второе совещ. по вопросам изучения и освоения флоры и растит. высокогорий. Тез. докл. — Заленский О. В. (1963). Максимальная потенциальная интенсивность фотосинтеза растений Памира и других климатических областей. Тр. Памирск. биолог. ст. АН Тадж. ССР, 1. — Измайлова Н. Н. (1965). Интенсивность транспирации высокогорных растений в зависимости от высоты их произрастания. Пробл. бот., VII. — Кезели Г. А. и М. А. Чрелашвили. (1947). Аскорбиновая кислота и каталаза в листьях рододендрона в связи с вертикальной зональностью. Сообщ. АН Груз. ССР, 8, 6. — Коновалов И. Н. (1963). Физиология интродуцируемых растений. — Костенко В. Д. (1943). Содержание витамина С в культурных и диких растениях высокогорных районов Памира. ДАН СССР, 38, 1. — Курсанов А. Л. и Н. Н. Крюкова. (1945). Влияние географического фактора на активность пероксидазы в растениях. Биохимия, 10, 2. — Максимов Н. А. (1952). Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений, 1. — Маринчик А. Ф. (1957). Особенности физиологических процессов в связи с состоянием воды в листьях и продуктивностью сортов сахарной свеклы. В сб.: Биологические основы орошаемого земледелия. — Насыров Ю. С. и К. П. Рахманина. (1965). Фотосинтез и водный режим растений Гиссарского высокогорья. Пробл. бот., VII. — Нахуцришвили Г. Ш. (1965). Опыт экологической характеристики растительности субальпийского пояса Центрального Кавказа. Третье совещ. по вопросу изучения и освоения флоры и растит. высокогорий. Тез. докл. — Ничипорович А. А. (1926). О потере воды срезанными растениями в процессе завядания. Журн. опытн. агрономии Юго-Востока, III, 1. — Орехов А. П. (1955). Химия алкалоидов. — Петинов Н. С. (1957). Современное состояние и пути дальнейшего развития научно-исследовательских работ по орошению и теории водного режима сельскохозяйственных растений. В сб.: Биологические основы орошаемого земледелия. — Починок Н. Х. (1955). Определение активности ферментов каталазы и пероксидазы. Тр. Инст. физиолог. раст. и агрохим. АН УССР, 9. — Рейнус Р. М. (1960). Углеводный обмен растений в условиях высокогорий Памира. Автореф. диссерт. — Рубин Б. А., О. И. Пушкинская, В. Е. Соколова. (1945). Влияние высотного фактора на энзиматическую активность растений. Биохимия, 10, 5—6. — Свешникова В. М. (1965). Основные черты водного режима растений высокогорных пустынь Памира. Пробл. бот., VII. — Сергеев Л. И., К. А. Сергеева, В. К. Мельников. (1961). Морфофизиологическая периодичность и зимостойкость древесных растений. — Сергеев Л. И., К. А. Сергеева, В. К. Мельников. (1963). Некоторые вопросы водного режима древесных растений. В сб.: Водный режим растений в связи с обменом веществ и продуктивностью. — Федорова В. С. (1959). Некоторые данные о закономерностях накопления аскорбиновой кислоты и каротина в дикорастущих растениях Западной Сибири. Тр. БИН СССР, сер. VI, 7. — Blagowestschenskii W. A. (1935). Über den Verlauf der Photosynthese in Hochgebirge des Pamirs. Planta, 24. — Bonnier G. (1895). Recherches experimentales sur l'adaptation des plantes au climat alpin. Ann. Sci. Nat. (Bot.), Ser. 7, 20. — Cartellieri E. (1940). Über Transpiration und Kohlensäureassimilation an einem hochalpinen Standort. Sitzber. Acad. Wiss. in Wien, 149, 3. — Henrici M. (1920—1921). Zweigipfelige Assimilationskurven mit spezieller Berücksichtigung der Photosynthese von alpinen phanerogamen Schattenpflanzen und Flechten. Verhandl. Naturforsch. Gesellsch. Basel, 32. — Mönch G. (1937). Untersuchungen über die Kohlensäurebilanz von Alpenpflanzen am natürlichen Standort. Jahrb. Wiss. Bot., 85, 4. — Tranquillini W. (1955). Die Bedeutung des Lichtes und der Temperatur für Kohlensäureassimilation von *Pinus cembra*-jungwuchs an einem hochalpinen Standort. Planta, 46, 2.

Институт ботаники
Академии наук
Казахской ССР,
Алма-Ата.

(Получено 13 VII 1969).

УДК 541.144.7 : 551.45 :58(571.55)

А. И. Спивак

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ C^{14} В ПРОДУКТАХ ФОТОСИНТЕЗА У НЕКОТОРЫХ СТЕПНЫХ РАСТЕНИЙ ЗАБАЙКАЛЬЯ

С 4 рисунками

A. I. SPIVAK. DISTRIBUTION OF ^{14}C IN THE PRODUCTS OF PHOTOSYNTHESIS IN CERTAIN STEPPE PLANTS OF TRANSBAIKALIA

С помощью радиометрического метода исследована дневная и сезонная динамика потенциальной интенсивности фотосинтеза у растений-эдификаторов степной зоны Забайкалья. Среди продуктов фотосинтеза радиоактивный углерод наиболее интенсивно включается во фруктозу, глюкозу, сахарозу, аланин, глутаминовую кислоту и серин. Сравнивается распределение метки между отдельными сахарами и аминокислотами и содержание этих веществ в листьях исследованных растений. Полученное распределение метки принципиально не отличается от соотношения радиоактивности разных веществ, характерного для большинства растений умеренного пояса.

Потенциальная биологическая продуктивность является предметом многолетних исследований по Международной биологической программе. Наша работа осуществляется в соответствии с МБП, мы определяли потенциальную интенсивность фотосинтеза и распределение C^{14} среди органических веществ — продуктов ассимиляции у растений-эдификаторов степной зоны Забайкалья. Эти растения представляют интерес, так как они имеют кормовое значение. Они относятся к различным экологическим группам, каждой из которых присущи определенные черты адаптации к крайним условиям существования: резко выраженной континентальности климата, отрицательным среднегодовым температурам, аридности территории при интенсивной инсоляции (Горшкова, 1966).

Нами исследовались следующие растения: *Filifolium sibiricum* (L.) Kitam. — эдификатор нителистниковых степей; он образует до 40% всей зеленой массы типчаково-нителистникового фитоценоза, криоксерофит; *Stipa baicalensis* Roshev. — эдификатор также широко распространенных ковыльных степей, продуктивность его составляет 24% от общей продуктивности вострецово-ковыльного фитоценоза, эуксерофит; *Festuca lenensis* Drob. — эуксерофит и *Stellera chamaejasme* L. — мезоксерофит; доля этих видов в общей продуктивности фитоценозов также существенна.

Работа проводилась на полевом стационаре, расположенном в степной зоне юго-восточного Забайкалья, на левобережье р. Онона, близ с. Кункур Читинской области.

При определении потенциальной интенсивности фотосинтеза листья (около 1 г сырого веса) помещали на 10 минут в листовую камеру, соединенную замкнутой системой с газгольдером. При помощи резиновой груши в камере создавался ток воздуха, который содержал 1% углекислоты с удельной активностью 0.5 мкюри/л CO_2 (Вознесенский и др., 1965). Для определения радиоактивности индивидуальных соединений мы использовали C^{14} с удельной активностью 160 мкюри/г и общей активностью 5 мкюри на 10-литровый объем (удельная активность $C^{14}O_2$ — 50 мкюри/л). При этом можно определять радиоактивность соединений, менее интенсивно включающих C^{14}. Контрольные определения показали, что высокая радиоактивность CO_2 существенно не сказывалась на результатах измерений потенциальной интенсивности фотосинтеза. Чтобы избежать перегрева листьев, над камерой устанавливали водный экран. Для определения интенсивности фотосинтеза отбирали неповрежденные листья верхнего яруса или целые побеги невысоких растений, находящихся в одной и той же фазе развития. Листовую камеру располагали в месте произрастания исследуемых растений на высоте соответствующих ярусов.

Пробы фиксировали кипящим этанолом. Растертый материал экстрагировали 5 раз 80%-м этанолом, из объединенного экстракта извлекали хлороформом пигментно-липоидную фракцию. Фракции свободных аминокислот, органических кислот и сахаров разделяли последовательным пропусканием экстракта через колонки с ионообменными смолами Дауэкс-50 и Дауэкс-1 (Филиппова и Глаголева, 1962). Разделение и идентификацию отдельных аминокислот и сахаров проводили по общепринятой методике при помощи хроматографии на бумаге (Павлинова, 1962; Успенская и Кретович, 1962). Количественное определение сахаров проводили антроновым методом, количественное определение аминокислот — посредством реакции образования медных производных с нингидрином. Сумму аминокислот определяли по Йемму и Кокингу (Алексеенко, 1964). Параллельно определяли общее содержание аминокислот и сахаров и включение в них метки в процессе фотосинтеза. Радиоактивность всего экстракта и каждой группы веществ определяли торцовым счетчиком Т-БФЛ-25 с помощью пересчетной установки «Волна», отбирая для анализа около 1/20 части пробы. Повторность радиометрии трехкратная, точность индивидуальных измерений не менее 3%. Часть непроявленных хроматограмм накладывали на рентгеновскую пленку чувствительностью 350 рентген для получения радиоавтографов. Узкие полосы хроматограмм сканировали под окном торцового счетчика-щупа, окно закрывали диафрагмой с шириной щели 0.5 см. Регистрировали пики радиоактивности, соответствующие отдельным сахарам или аминокислотам.

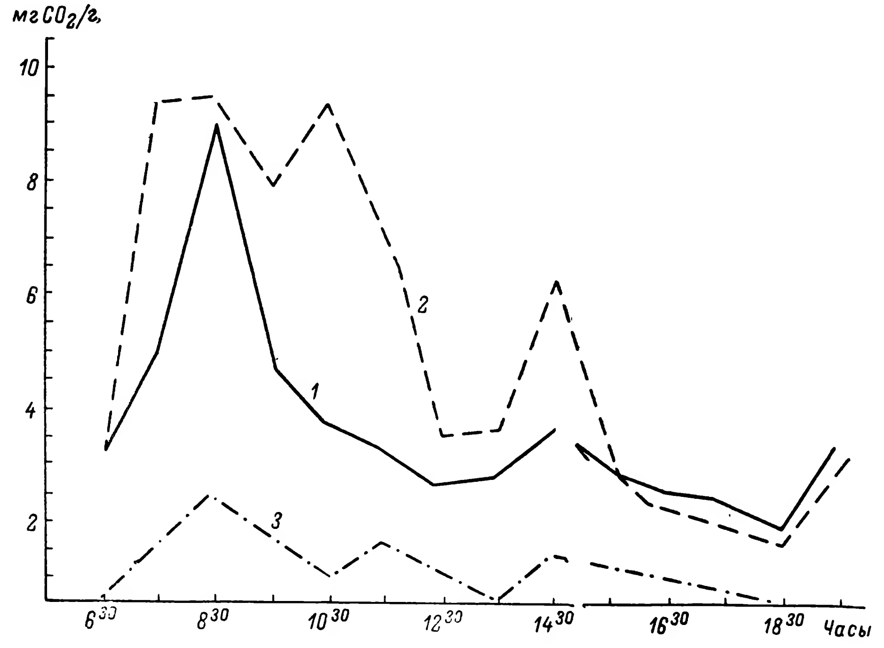


Рис. 1. Дневной ход потенциальной интенсивности фотосинтеза.

1 — Filifolium sibiricum; 2 — Stellera chamaejasme; 3 — Stipa baicalensis.

Определения потенциальной интенсивности фотосинтеза проводили на протяжении вегетационного сезона ежечасно от восхода до заката солнца 1 раз в 10 дней в двух повторностях. Дневной ход фотосинтеза у изучаемых видов примерно одинаков: наблюдается резкий подъем в утренние часы и спад при возрастании напряженности метеорологических факторов (рис. 1).

По предварительным данным, потенциальная интенсивность фотосинтеза достигает высоких значений в начале вегетационного сезона, в мае, когда молодые растения находятся в условиях относительно достаточного увлажнения и умеренных температур. Затем, в связи с увеличением водного дефицита, интенсивность фотосинтеза падает. Значительный подъем интенсивности фотосинтеза наступает только после летних дождей. В конце сезона (август, сентябрь) вследствие понижения температуры и начинающегося отмирания листьев происходит снижение интенсивности фотосинтеза. Интенсивность фотосинтеза в течение дня изменяется в 10 и более раз. Например, 25 августа 1967 г. отмечены такие колебания величины потенциальной интенсивности фотосинтеза: у *Filifolium sibiricum* — от 9 до 1 мг CO_2/г сухого веса в час, у *Stellera chamaejasme* от 10 до 1 и у *Stipa baicalensis* от 2 до 0.1 мг CO_2.

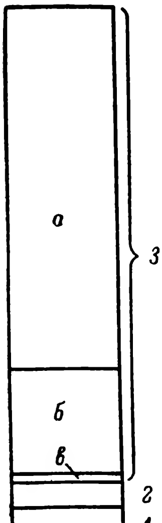


Рис. 2. Распределение C^{14} по фракциям органических веществ листьев *Filifolium sibiricum*, *Stellera chamaejasme* и *Stipa baicalensis*.
1 — высокомолекулярный остаток; 2 — пигментно-липоидная фракция; 3 — этанольная фракция; а — сахара, б — аминокислоты, в — органические кислоты.

Полученные нами максимальные величины потенциальной интенсивности фотосинтеза ниже значений, известных для близких видов высокогорных растений Памира и степей Казахстана (Вознесенский и др., 1965; Пономарева, 1969); продукция надземной массы у забайкальских растений также гораздо ниже. Разные виды, как и в других географических зонах, обладают неодинаковой максимальной потенциальной интенсивностью фотосинтеза: *Filifolium sibiricum* — 60 мг CO_2 на 1 г сухого веса в час, *Stellera chamaejasme* — 55, *Stipa baicalensis* — 20 и *Festuca lenensis* — 14 мг CO_2. Эуксерофиты *Stipa baicalensis* и *Festuca lenensis* отличаются гораздо меньшей интенсивностью фотосинтеза.

Ассимилированный углерод C^{14} распределяется следующим образом (рис. 2). Наибольшая радиоактивность обнаружена в этанольной фракции, содержащей свободные аминокислоты, сахара и органические кислоты, и только 1—5% меченого углерода приходится на пигментно-липоидную фракцию. В этанольной фракции 60—70% радиоактивности сосредоточено в сахарах, 20—30% в аминокислотах и на долю органических кислот приходится 0.3—1%. При данной экспозиции 10% меченого углерода включается в полимерные соединения.

Из сахаров метятся фруктоза, глюкоза, сахароза, а также четыре неидентифицированных олигосахарида (рис. 3). Распределение радиоактивности между фруктозой, глюкозой и сахарозой составляет примерно 50 : 30 : 20. Соотношение количества сахаров у этих видов представлено в табл. 1. По соотношению сахаров мы не нашли существенных различий между видами; почти во всех случаях наблюдается максимальное содержание фруктозы и минимальное сахарозы. По суммарному содержанию сахаров эуксерофиты *Stipa baicalensis* и *Festuca lenensis* превосходят менее ксерофильные виды разнотравья (табл. 1).

Сравнение радиоавтографов с проявленными хроматограммами аминокислот (рис. 4) показывает, что в течение 10 минут фотосинтеза C^{14} включается почти во все исследованные нами аминокислоты у данных видов. У всех изученных видов преобладают аланин, глутаминовая кислота и серин, которые обнаруживают наибольшую радиоактивность. Содержание таких аминокислот и амидов, как лизин, аргинин, глутамин,

ТАБЛИЦА 1

Содержание сахаров (в эквивалентах глюкозы) и распределение C^{14} (в процентах от общей радиоактивности сахаров) в листьях различных видов

Сахара	*Filifolium sibiricum*		*Stellera chamaejasme*		*Stipa baicalensis*		*Festuca lenensis*	
	мг/г сухого веса	% C^{14}	мг/г сухого веса	% C^{14}	мг/г сухого веса	% C^{14}	мг/г сухого веса	% C^{14}
Фруктоза . . .	56+2.7	24	35+7.8	43	33+1.1	44	83+0.7	39
Глюкоза	32+1.7	26	25+3.6	38	34+1.4	25	72+6.7	28
Сахароза	13+2.2	21	15+1.3	7.1	28+3.7	10	14+1.0	16
Олигосахариды (сумма) . . .	26+3.2	29	16+1.3	12	39+1.2	21	23+1.1	17
Общее содержание сахаров	127	—	91	—	134	—	192	—
Общая радиоактивность сахаров (имп/мин. на 1 г сухого веса)	—	4720	—	899	—	422	—	211

аспарагин, лейцин, γ-аминомасляная кислота и цистеин, было ниже определяемого уровня (табл. 2). Определение суммы аминокислот по Йемму и Кокингу показало, что у эуксерофитов содержание свободных амино-

ТАБЛИЦА 2

Содержание аминокислот (в эквивалентах лейцина) и распределение C^{14} (в процентах от общей радиоактивности аминокислот) в листьях у различных видов

Аминокислоты	*Filifolium sibiricum*		*Stellera chamaejasme*		*Stipa baicalensis*		*Festuca lenensis*	
	мг/г сухого веса	% C^{14}	мг/г сухого веса	% C^{14}	мг/г сухого веса	% C^{14}	мг/г сухого веса	% C^{14}
Аланин	1.9∓0.1	48	2.9∓0.0	44	1.7∓0.5	44	0.8∓0.1	50
Глутаминовая кислота	0.5∓0.2	18	2.3∓0.3	13	1.7∓0.1	16	0.5∓0.1	10
Серин	0.5∓0.1	16	1.4∓0.0	23	1.1∓0.2	23	0.1∓0.1	20
Треонин	0.3∓0.0	3	0.4∓0.1	—	0.6∓0.0	—	0.1∓0.0	—
Глицин	—	4	—	4	—	3	—	6
Аспарагиновая кислота	—	4	—	10	—	7	—	4
Аспарагин, аргинин и лизин	—	4	—	3	—	5	—	5
γ-аминомасляная кислота	—	—	0.4∓0.1	—	5.5∓0.6	—	—	—
Лейцин	—	—	—	—	1.1∓0.2	—	—	—
Общая радиоактивность (имп./мин. на 1 г сухого веса)	—	322000	—	227000	—	83500	—	8400

кислот гораздо ниже, чем у более мезофильных видов, и составляет у *Filifolium sibiricum* 50.0 мг/г сухого веса, у *Stellera chamaejasme* 100.0, у *Stipa baicalensis* 13.0 и у *Festuca lenensis* 26.0 мг/г сухого веса.

Итак, у исследованных видов растений, отличающихся друг от друга в систематическом отношении и по эколого-физиологическим особенностям, не обнаружено различий в качественном составе сахаров и свободных аминокислот и отмечено лишь их неодинаковое количественное соотношение. Различия наблюдаются в более общих показателях, таких, как потенциальная интенсивность фотосинтеза, суммарное содержание сахаров и аминокислот. Таким образом, метаболизм углерода при фотосинтезе рассмотренных видов дикорастущих растений степного Забайкалья принципиально такой же, как у большинства растений умеренного пояса.

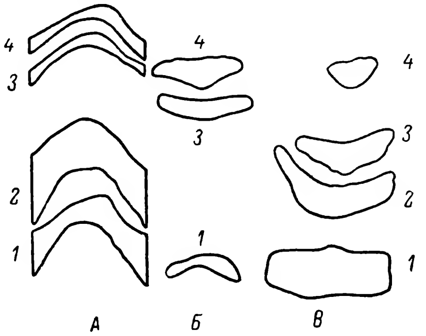


Рис. 3. Качественный состав сахаров в листьях (схема радиоавтографа).

1 — олигосахариды; *2* — сахароза; *3* — глюкоза; *4* — фруктоза. *А* — *Stipa baicalensis*, *Б* — *Stellera chamaejasme*, *В* — *Filifolium sibiricum*.

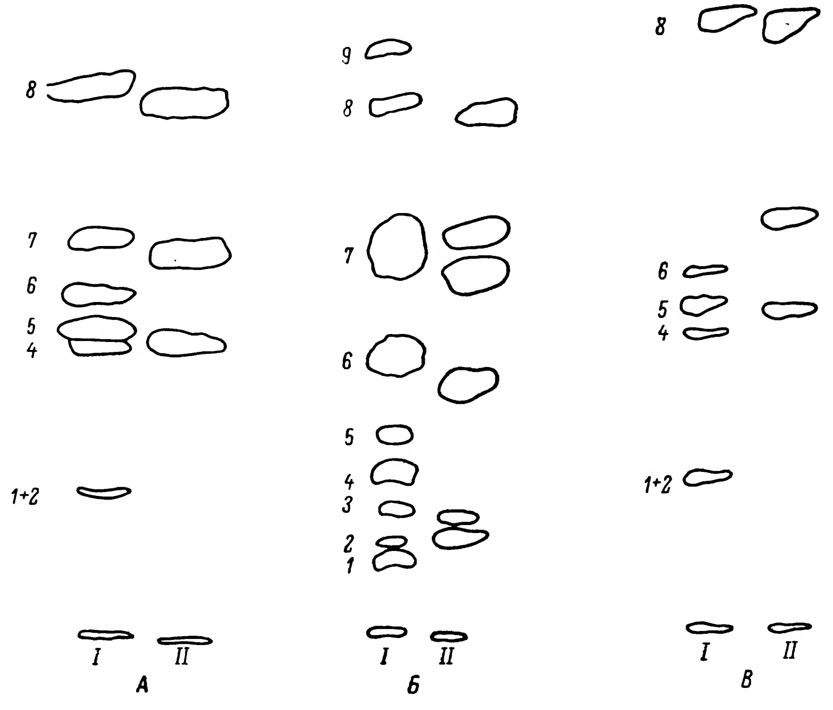


Рис. 4. Аминокислотный состав *Stipa baicalensis* (*А*), *Stellera chamaejasme* (*Б*), *Filifolium sibiricum* (*В*).

I — радиоавтографы, *II* — хроматограммы; *1* — аргинин, *2* — лизин, *3* — аспарагиновая кислота, *4* — серин, *5* — глицин, *6* — глутаминовая кислота, *7* — треонин, *8* — аланин, *9* — пролин.

Выражаю благодарность за руководство и большую методическую помощь А. А. Горшковой и Э. Е. Хавкину, а также Р. М. Рейнус за ценные замечания при написании статьи.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеенко Л. П. (1964). Аминокислотный состав белков, тканевых экстрактов и биологических жидкостей. В кн.: Современные методы в биохимии. — Вознесенский В. Л., О. В. Заленский и О. А. Семихатова. (1965). Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. — Горшкова А. А. (1966). Биология степных пастбищных растений Забайкалья. — Павлинова О. А. (1962). Количественное определение сахаров в растительном материале с применением хроматографии на бумаге. В кн.: Методика количественной бумажной хроматографии сахаров, органических кислот и аминокислот у растений. — Пономарева М. М. (1969). Фотосинтез. В кн.: Биокомплексная характеристика основных ценозообразователей Центрального Казахстана, 2. — Филиппова Л. А. и Т. А. Глаголева. (1962). Об использовании ионообменных смол для разделения сахаров, аминокислот и органических кислот, меченых по углероду. В кн.: Методика количественной бумажной хроматографии сахаров, органических кислот и аминокислот у растений. — Успенская Ж. В. и В. Л. Кретович. (1962). Количественное определение аминокислот при помощи хроматографии на бумаге. В кн.: Методика количественной бумажной хроматографии сахаров, органических кислот и аминокислот у растений.

Сибирский
институт физиологии
и биохимии растений
СО АН СССР,
г. Иркутск.

(Получено 27 VIII 1969).

УДК 575.24 : 582.264

Б. Т. Мухамадиев, О. В. Заленский, К. В. Квитко

МУТАНТЫ ХЛОРЕЛЛЫ, УСТОЙЧИВЫЕ К ИНГИБИТОРАМ ФОТОФОСФОРИЛИРОВАНИЯ

B. T. MUHAMADIYEV, O. V. ZALENSKY AND K. V. KVITKO.
MUTANTS OF *CHLORELLA* RESISTANT TO THE INHIBITORS
OF PHOTOPHOSPHORYLATION

В статье описан метод выделения мутантов хлореллы, устойчивых к DCMU, и приводятся результаты измерения фотосинтеза мутантов. Исследовано действие ингибиторов фотофосфорилирования — DCMU и антимицина А на поглощение CO$_2$ и выделения O$_2$ штаммами хлореллы.

Изучение механизма частных реакций фотосинтеза в основном осуществляется двумя методами: блокированием отдельных звеньев специфическими ядами и генетическим блокированием посредством мутаций. Ингибиторы циклического фотофосфорилирования — антимицин А (Tanner и др., 1965) и нециклического фотофосфорилирования — DCMU (Bishop, 1958) применяются в исследовании взаимоотношения фотосинтеза и дыхания (Заленский и др., 1966). Использование мутантов *Chlamidomonas reinhardi*, у которых блокированы те или иные реакции фотосинтеза, позволило осуществить «генетическое препарирование фотосинтеза» (Hudock, Levine, 1964; Levine, 1968).

Подбор мутантов — наиболее сложная часть подобных исследований. Обычно он осуществляется на основании косвенных признаков: по пигментации (Касьяненко, Гиллер, 1967; Касьяненко, Насыров, 1968; Воскресенская и др., 1968), по изменению интенсивности фотосинтеза (Heber, 1963; Levine, 1968). Наиболее точным, но вместе с тем наиболее трудоемким методом подбора является определение частных реакций фотосинтеза мутантов. К примеру, у сценедесмуса и хламидомонады найдены мутанты, неспособные к синтезу нормально функционирующих компонентов цепи переноса электронов (Bishop, 1964; Lee, Bishop, 1968; Levine, 1968).

В настоящем сообщении излагаются результаты применения нового способа генетического блокирования частных реакций фотосинтеза путем использования мутантов, устойчивых к ингибиторам фотофосфорилирования различных типов. В качестве теста использована устойчивость хлореллы к DCMU-3(3.4)-дихлорфенил-1.1-диметилмочевине. Мы предполагали, что среди группы устойчивых к DCMU мутантов можно найти формы с измененной регуляцией реакций фотофосфорилирования.

Опыты проводились на трех чувствительных к DCMU природных штаммах: *Chlorella vulgaris* B, *Ch. pyrenoidosa* 82 и *Ch. pyrenoidosa* 171 (по каталогу Биологического научно-исследовательского института Ленинградского университета).

Для косвенного отбора устойчивых мутантов были использованы две коллекции мутантов, полученных от штаммов B и 171.

Прямой отбор мутантов, устойчивых к DCMU, производился следующим образом. На чашках Петри с плотной минеральной средой ФА (Квитко, 1963) мы равномерно распределяли по 5.10^7 клеток исходных штаммов. Затем в центре чашки помещались кристаллы DCMU (20—30 мг), чашки инкубировались в течение 15—20 дней при освещении люминесцентными лампами (4000 лк) и комнатной температуре. Через 5—6 дней инкубации выявлялась зона ингибирования роста, диаметром 3—4 см. На 12—13-й день инкубации в зонах ингибирования роста появлялись единичные колонии, которые через 4—5 дней переносили на среду ФА без ингибитора и выращивали в течение 7—10 дней в таких же условиях. Из развившихся культур готовились суспензии густотой 4—6 млн клеток/мл, которые высевались на чашки Петри со средой ФА и со средой ФА, содержащей DCMU в следующих концентрациях: 10^{-6}, 5.10^{-6}, 10^{-5}, 5.10^{-5}, 10^{-4} М. Эти чашки инкубировались в вышеуказанных условиях. В качестве контроля мы использовали суспензию клеток исходных штаммов, чувствительных к DCMU. Выделенные устойчивые формы нормально росли во всех вариантах с различными концентрациями DCMU, в то время как исходные штаммы слабо росли при концентрациях 10^{-6}, 5.10^{-6}, 10^{-5} и вообще не росли при концентрациях 5.10^{-5} и 10^{-4} М. Пересев культур на среды, содержащие DCMU, повторялся многократно, после чего выделенные формы были обозначены как устойчивые к DCMU мутанты.

Интенсивность фотосинтеза различных штаммов и мутантов хлореллы и влияние на нее ингибиторов

Штамм	Контроль		Воздействие ингибиторов (в % от контроля)			
			поглощение CO_2		выделение O_2	
	$\frac{\text{мг } CO_2}{\text{г} \cdot \text{час}}$	$\frac{\text{мг } O_2}{\text{г} \cdot \text{час}}$	DCMU 4.10^{-5} M	антимицин A 2.10^{-5} M	DCMU 5.10^{-7} M	антимицин A 4.10^{-5} M
Исходный штамм 82	340	260	15	35	0	70
Мутанты $з_д$	410	290	30	80	15	100
Мутанты $з_2$	540	350	45	85	25	85
Мутанты $з_9$	590	370	45	85	15	80
Исходный штамм 171	410	230	15	10	10	35
Мутанты g-9	220	160	30	20	20	70
Мутанты g-10	220	160	90	20	25	50

DCMU-устойчивые мутанты были получены у всех трех природных штаммов хлореллы. Физиологическую характеристику мы дали мутантам хорошо изученных штаммов 82 и 171.

При косвенной селекции из большого числа пигментных мутантов испытанию на устойчивость к DCMU (которая добавлялась к плотной среде) по описанной выше методике могли быть подвергнуты лишь фотосинтезирующие мутанты. У штамма 171 устойчивыми к DCMU оказались лишь мутанты $g=9$ и $g=10$.

Для выявления возможных изменений фотосинтеза у полученных мутантов была измерена его интенсивность и изучено влияние ингибиторов реакций фотофосфорилирования на фотосинтез. Фотосинтез измеряли радиометрически — по поглощению $C^{14}O_2$ (Мамушина и Далецкая, 1968) и манометрически — по выделению O_2 (Семихатова и Чулановская, 1965). Результаты представлены в таблице. В каждом опыте было по 12 измерений всех показателей. Как видно из данных, приведенных в таблице, у DCMU-устойчивых мутантов штамма 82 интенсивность фотосинтеза выше, а у мутантов штамма 171 ниже, чем у исходных штаммов. Данные о влиянии ингибиторов на фотосинтез показывают, что мутанты фотосинтезируют интенсивнее по сравнению с исходными штаммами не только при наличии в культуральной среде DCMU, но также и при добавлении к ней антимицина А. Однако у различных устойчивых штаммов в разной степени снижалась интенсивность фотосинтеза под воздействием ингибиторов.

Различное отношение DCMU-устойчивых мутантов к DCMU и антимицину А указывает на существование разных типов устойчивости. Различия в интенсивности фотосинтеза и в действии ингибиторов на фотосинтез между исходными штаммами и мутантами показывают, что у последних произошли какие-то изменения в наследственных детерминантах, контролирующих фотосинтез.

ЛИТЕРАТУРА

Воскресенская Н. Г., И. С. Ошмарова и С. А. Гостимский. (1968). Биохимическая локализация генетического блока у летального хлорофильного мутанта гороха (*Pisum sativum*). Генетика, 2. — Заленский О. В., Т. А. Глаголева и М. В. Чулановская. (1966). Влияние ингибиторов фотофосфорилирования на фотосинтез и метаболизм ассимилирующих клеток *Chlorella pyrenoidosa* Chick. Бот. журн., 51, 12. — Касьяненко А. Г., Ю. Е. Гиллер. (1967). К характеристике фотосинтетического аппарата хлорофильного мутанта *Arabidopsis thaliana* Heyun. Генетика, 6. — Касьяненко А. Г. и Ю. С. Насыров. (1968). О действии генетических факторов на фотосинтетический аппарат *Arabidopsis thaliana* Heyun. Физиолог. раст., 15, 3. — Квитко К. В. (1963). О влиянии УФ-радиации на наследственную изменчивость хлореллы. Автореф. канд. диссерт. — Мамушина Н. С. и И. А. Далецкая. (1968). Применение радиоактивного метода для изучения фотосинтеза хлореллы. Бот. журн., 53, 7. — Семихатова О. А. и М. В. Чулановская. (1965). Манометрические методы изучения фотосинтеза и дыхания растений. — Bishop N. I. (1958). The influence of the herbicide, DCMU, on the oxygen-evolving system of photosynthesis Biochem. et Biophys. Acta, 1. — Bishop N. I. (1964). Mutations of unicellular algae and their application to studies on the mechanism of photosynthesis. Record. Chem. Progre., 3. — Heber U. W. (1963). On the nature of the genetic block of photosynthesis. in a mutant of *Vicia faba*. La photosynthese, Paris, 119. — Hudock G. A., R. P. Levine. (1964). Regulation of photosynthesis in *Chlamidomonas reinhardi*. Plant Physiol., 6. — Lee P. H., N. I. Bishop. (1968). Chloroplast reaction of photosynthetic mutants of *Scenedesmus obliques*. Biochem. et Biophys. Acta, 3. — Levine R. P. (1968). Genetic dissection of photosynthesis. Science, 162. — Tanner W., L. Dachsel, O. Kandler. (1965). Effects of DCMU and antimycin A on photoassimilation of glucose in *Chlorella*. Plant Physiol., 6.

Институт физиологии
и биофизики растений
Академии наук Тадж. ССР,
Душанбе,
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград
и
Ленинградский государственный университет.

(Получено 1 X 1970).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 01.582 : 001.4

Топология степных геосистем. Отв. ред. акад. В. Б. Сочава. Изд. «Наука». Л., 1970 : 1—174

V. I. VASILEVICH (A REVIEW). TOPOLOGY OF STEPPE GEOSYSTEMS. 1970

Эта монография написана коллективом сотрудников Института географии Сибири и Дальнего Востока Сибирского отделения АН СССР по материалам исследований на Харанорском степном стационаре в Южном Забайкалье. За последние годы появился ряд коллективных работ, посвященных комплексному изучению растительности и природной среды в отдельных пунктах. Но эта работа отличается действительно комплексным изучением природных систем. Нет нужды подробно пересказывать содержание данной работы, так как ее основное достоинство не в детальных исследованиях отдельных компонентов природных систем (что неоднократно делалось и ранее), а в оригинальном и прогрессивном подходе к установлению взаимосвязей между ними, в стремлении построить схему, объясняющую строение этих систем.

Это чрезвычайно интересная работа, в которой геоботаник и биогеоценолог найдут для себя много полезного. Давая в целом очень высокую оценку этому труду, я все же хочу высказать в адрес его авторов ряд критических замечаний, которые касаются не основных положений, а некоторых частных, но важных, на мой взгляд, деталей.

На территории Харанорского стационара был выбран полигон-трансект шириной 100 м и длиной 1360 м, включающий типичные для данной степи урочища. На этом полигон-трансекте было расположено 40 наблюдательных площадок «в типичных геоморфологических и геоботанических местоположениях» (стр. 40). На этих участках изучались все основные компоненты геосистем: геоморфология (твердая поверхность), радиационный режим и тепловой баланс, почвы, микроорганизмы, растительные сообщества, население беспозвоночных животных и геохимические процессы. Организация работы производит большое впечатление. Такого рода комплексных исследований на таком большом числе площадок в нашей стране не было. Большое число повторностей позволило авторам провести статистическую обработку материалов и выявить действительно существенные связи. Статистический подход к установлению взаимосвязей является, по-видимому, наиболее перспективным.

В основу исследования топологии степных геосистем положен метод комплексной ординации. «Комплексная ординация заключается в систематизации и количественной оценке главнейших связей и соотношений внутри (разрядка моя, — *В. В.*) геосистемы» (стр. 30). Это определение ординации коренным образом отличается от того, что принято в геоботанической и вообще экологической литературе. Л. Г. Раменский, Д. Т. Кэртис, Р. Виттекер и другие рассматривали ординацию как метод изучения взаимосвязей между определенными объектами (в частности, растительными сообществами). Р. Макинтош (McIntosh, 1967) определяет ординацию как «расположение сообществ видов или местообитаний (environments) в такой последовательности, которая может дать максимум информации об отношениях между ними и которая выявит действительно существующие классы объектов» (стр. 146). Ординация служит также, чтобы установить, как меняются объекты при изменении тех или других действующих факторов.

Некоторые философы различают внутреннюю и внешнюю структуры объекта. Под последней понимается характер взаимоотношений объекта с внешней средой и другими объектами. Ординация (в общепринятом понимании) направлена на выявление внешней структуры объектов, а метод комплексной ординации — на выяснение внутренней структуры. Поэтому не стоит называть ординацией совершенно иное направление исследований. Различия между ними не столько в методах, сколько в целях. При ординации прежде всего имеют дело с объектами, но из рецензируемой книги не получаешь представления, что же, по существу, ординируется: то ли выделы фаций (биогеоценозы), то ли сами фации как типологические единицы.

Возражая против того, чтобы называть ординацией, пусть даже и комплексной, количественное выражение связей между компонентами геосистем (или экосистем), я не хочу умалить значение работы, проделанной авторами. Вся книга служит великолепным примером, как следует изучать структуру природных систем, как устанавливать зависимости между их компонентами. Материалы, собранные разными специалистами, послужили для решения единой задачи. К такого рода исследованиям призывали давно, но, пожалуй, впервые мы видим подлинно биогеоценологические работы, осуществленные в широких масштабах. Ранее обычно все сводилось к подробнейшему изучению отдельных компонентов без какого-либо намека на то, как их связать друг с другом.

Для установления взаимосвязей авторы книги широко используют регрессионный анализ. Составлены уравнения, показывающие, как зависит влажность почвы от запаса органо-минеральных веществ, радиационного баланса и биомассы; количество бактерий — от содержания азота, фосфора и гумуса; биомасса — от химизма, почв, радиационного баланса, температуры почвы и т. п. Против этого можно выдвинуть несколько возражений. Уравнения регрессии дополняются в данной работе корреляционными отношениями и коэффициентами множественной корреляции, чтобы можно было судить о тесноте связи. На долю уравнений регрессии остается лишь одно — возможность предсказывать значения одной переменной по значениям другой. Но в этом плане ценность уравнений регрессии, связывающих различные показатели геосистем, невелика. Хотя в некоторых случаях авторами получены высокие значения коэффициентов множественной корреляции (порядка 0.90—0.95), соответствующие уравнения регрессии невозможно использовать для оценки значений зависимой переменной с приемлемой точностью. Совокупности, с которыми имели дело авторы, непрерывно меняются во времени и в пространстве. То, что связи меняются в течение сезо́на и в разные годы, авторы убедительно показали; но эти связи также изменятся существенно, если будет взят другой участок, с несколько иными соотношениями компонентов. К тому же выборка в 40 площадок, на которых производились все наблюдения, не является репрезентативной. Авторы сами пишут, что площадки располагались в типичных местах. Полученные уравнения регрессии просто негде использовать, так как маловероятно, что нам удастся найти другую совокупность, где эти связи выражаются в точно такой же форме. По-видимому, было бы достаточно ограничиться корреляционным анализом, да и при нем представляют интерес не точные значения коэффициентов, а лишь порядок их величин.

Аппроксимация наблюдаемых отношений между переменными при помощи полиномов вида $y = a_1 + a_2x + a_3x^2 + \ldots$ — вещь довольно условная. Можно достичь формально очень хорошего приближения, но это еще ничего не скажет о действительной форме связи. Очень часто зависимости могут выражаться логистическими, асимптотическими или экспоненциальными кривыми.

Каждый компонент природной системы (почва, растительность, солнечная радиация, вода) представляет собой многомерную величину, т. е. он может быть достаточно полно описан лишь с помощью большого числа показателей. Особенно большие трудности в этом плане доставляет растительность. Если мы можем получить какое-то представление о почвах или тепловом режиме по пяти-шести показателям, то растительность трудно представить по такому небольшому числу их. Были взяты к тому же не самые удачные: биомасса и общая площадь оснований растений, которые не отражают экологического «лица» сообществ. А если учесть, что биомасса разных видов по-разному реагирует на изменения факторов среды и при одинаковой биомассе растительность может быть очень разной, то придется признать, что эта сторона работы не удалась. По-видимому, для такого рода сопоставлений нужно брать какие-то более экологичные характеристики растительности.

Стандартный математический аппарат регрессионного анализа, который использовали авторы, не может дать ответы на все вопросы, связанные с выявлением взаимосвязей. Число показателей, которые можно измерить у разных компонентов геосистемы, практически бесконечно. Нужен метод, позволяющий выбрать такое минимальное их число, которое позволило бы достаточно подробно описать геосистему. По-видимому, потребуется переход к методам многомерного статистического анализа и привлечение каких-то новых математических приемов.

Книга завершается построением «модели степной фации центральноазиатского типа». Это схема, показывающая взаимосвязи основных компонентов геосистемы. Хотя до сих пор в науке отсутствует общепринятое понимание модели, все же чаще всего под ней понимают такое изоморфное отображение объекта, которое из-за сходства с объектом в каких-то отношениях может служить предметом исследования вместо самого объекта и давать о нем новую информацию (Штофф, 1966). Приведенная в книге схема (стр. 157) этому определению не отвечает. Модель строится для проверки каких-то предположений, касающихся свойств объекта. Если наблюдается достаточно полное соответствие между поведением объекта и модели, то это служит подтверждением правильности посылок, на основе которых строится модель. В противном случае модель нужно изменить. Предлагаемая же в книге схема построена по результатам проведенных исследований. Она дает представление о структуре данной геосистемы, но вряд ли ее можно использовать для выявления каких-то новых закономерностей. Это все же не модель, а схема структуры. Нельзя термин модель использовать очень широко и неопределенно. При этом стираются все различия между моделью и теорией, математическим описанием или формализованной системой. Кроме того, в книге приведена схема степной мезогеохоры, а не фации. Это разные объекты, и их структура может сильно отличаться.

Кстати, модель биогеоценоза Т. И. Эман (1966), о которой упоминают авторы, является именно моделью. Она построена, исходя из определенных представлений о структуре биогеоценоза, и эти предположения проверены путем решения системы дифференциальных уравнений. Эта проверка, в частности, показала, что равновесное состояние биогеоценоза определяется наличием источников пищи в почве (нулевым трофическим уровнем).

Вызывает некоторые возражения и само название книги. Топологией называется раздел математики, изучающий абстрактные математические пространства и свойства геометрических фигур в них. Конечно, может существовать и топология геосистем, изучающая их пространственные закономерности, но эти проблемы в книге не затрагиваются. Все количественные закономерности распространяются на геосистему в целом, а ее пространственная дифференциация не является главным объектом изучения.

В этой книге выдел фации (гомогенный физико-географический ареал), предлагается называть биогеоценозом. Это сближает точки зрения биологов-биогеоценологов и географов-ландшафтоведов и заслуживает одобрения.

Молодой коллектив института географии Сибири и Дальнего Востока развивается очень интенсивно. Выход каждой новой монографии показывает, как растет их мастерство, углубляются подходы, совершенствуются методы. Им по плечу решение самых сложных проблем, и нет сомнения, что в следующих своих работах они поднимутся на еще более высокую ступень.

ЛИТЕРАТУРА

Основы лесной биогеоценологии. (1964). Под ред. В. Н. Сукачева и Н. В. Дылиса. — Программа и методика биогеоценологических исследований. (1966). — Штофф В. А. (1966). Моделирование и философия. — Эман Т. И. (1966). О некоторых математических моделях биогеоценозов. В сб.: Проблемы кибернетики, 16. — McIntosh R. (1967). The continuum concept of vegetation. Bot. Rev., 33, 2.

В. И. Василевич.

**Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.**

(Получено 5 X 1970).

УДК 019.941 : 002.01 : 01 : 582 : 001.4

O. T. Solbrig, Th. W. J. Gadella, eds. Biosystematic literature. Contributions to a biosystematic literature index (1945—1964). Utrecht, International Bureau for Plant Taxonomy and Nomenclature, 1970, 566 p. (**О. Солбриг, Т. Гаделла.** Биосистематическая литература. Материалы к указателю литературы по биосистематике [1945—1964], 1970)

D. V. LEBEDEV (A REVIEW)

Термин «биосистематика» введен в научную литературу еще в 1943 г. американскими ботаниками Кэмпом и Гилли (Camp a. Gilly, 1943), но получил он широкое распространение в 60-х годах. Термин этот с трудом поддается определению, о чем свидетельствует хотя бы книга Дэвиса и Хейвуда «Принципы таксономии покрытосеменных» (Davis a. Heywood, 1963). В ней сказано, что биосистематика является частью систематики, посвященной изменчивости и эволюции вида (стр. 54), далее утверждается, что, с одной стороны, это возрожденная систематика, принимающая во внимание генетическую и эволюционную природу таксонов, а с другой — особая дисциплина, изучающая микроэволюционные процессы (стр. 452). В заключение авторы заявляют, что сам термин в значительной степени излишен, так как служит он лишь для обозначения одного из этапов, через который проходит таксономическое исследование (стр. 458).

Чаще всего биосистематика — это сложное комплексное образование, возникшее на стыке таких наук, как собственно систематика, биогеография, генетика, цитология, экология, биология размножения, химия природных соединений и др., характеризуется путем простого перечисления его составных частей. Именно так сделано в уставе Международной организации биосистематиков (International organization..., 1965), во втором параграфе которого без всяких мудрствований сказано: «Биосистематика понимается в широком смысле, включая такие области, как экспериментальная таксономия, генэкология, цитотаксономия, хемотаксономия, микроэволюционные исследования и видообразование во всех группах растительного мира».

Не дает определения понятия «биосистематика» и А. Л. Тахтаджян (1970) в своей интересной статье, содержащей анализ и методы биосистематики. Он пишет, что «биосистематика изучает таксономическую и популяционную структуру вида, его морфолого-географическую и экологическую дифференциацию, происхождение (мутационные и гибридизационные процессы) и эволюцию» (стр. 332), и далее, что она представляет собой «скорее сложный междисциплинарный комплекс, чем отдельную научную дисциплину» (стр. 337).

Между тем нам представляется возможным определить биосистематику достаточно кратко и в то же время четко как науку, изучающую механизмы, пути и результаты процессов микроэволюции. Если первый член этого определения («механизмы») в основном относится к генетическим аспектам биосистематики, второй («пути») — к экологическим и морфологическим, то третий («результаты») — к собственно систематическим, поскольку в результате микроэволюционных процессов возникают определенные таксоны видового и внутривидового ранга, являющиеся объектами традиционного таксономического исследования, включающего и всю номенклатурную сторону дела. Но надо все-таки сказать, что возможность дать однозначное определение этого термина не делает его более удачным с точки зрения лингвистической...

Это небольшое обращение к вопросам терминологии было необходимо для того, чтобы уяснить своеобразие рецензируемого библиографического справочника, составленного коллективом 22 ботаников из 15 стран (Австралия, Австрия, Англия, Голландия, Дания, Израиль, Новая Зеландия, Норвегия, Польша, Португалия, США, ФРГ, Чехословакия, Швейцария, Япония).

Структура указателя очень проста. Он состоит из предельно краткого предисловия (всего одна страница), алфавитного перечня опубликованных списков чисел хромосом цветковых растений (четыре страницы) и основной части. В последней приведены библиографические описания учтенных работ, сгруппированных по семействам и родам покрытосеменных. Семейства расположены в алфавитном порядке, роды растений — также по алфавиту, в пределах каждого семейства. Если работа касается семейства в целом (или нескольких родов одного семейства), она описывается полностью один раз — при семействе, а в списке литературы, относящейся к тому или иному роду, дается только ссылка на его полное описание (пометкой «gen.»). В необходимых случаях приводятся ссылки на списки хромосомных чисел (пометкой «C. N.»). Сами библиографические описания располагаются по алфавиту фамилий авторов, публикации одного и того же автора — в хронологическом порядке. При таком построении библиографии очень трудно выяснить, хотя бы примерно, количество включенных в нее названий. Не приведены эти сведения и в предисловии к книге. Поэтому можно сказать лишь, что справочник содержит около 18 000 библиографических цитат. Количество же учтенных названий значительно меньше.

В библиографии, как ни странно, нет никаких вспомогательных указателей: ни предметного, ни авторского. Таким образом, он может ответить только на вопросы одного типа — существует или нет литература по биосистематике данного семейства (рода) и какая именно. Литературные источники, касающиеся определенного таксона (будь то его хемотаксономии или цитосистематики, эмбриологии или экологии), собраны вместе и преподносятся читателю в удобной форме. Но зато на вопросы общего характера, относящиеся к теории или методике биосистематики, указатель ответов не дает. Он имеет в целом, если можно так сказать, частноботанический крен, привлекает внимание исследователя не к общим закономерностям микроэволюции, а к особенностям микроэволюционного развития в пределах данного семейства или рода. Однако даже при такой ограниченной установке составителей был бы крайне полезен вспомогательный указатель родовых названий. Он занял бы очень мало места, но значительно облегчил бы пользование библиографией.

При обращении к справочнику О. Солбрига и Т. Гаделла следует помнить, что он охватывает тот период, когда в нашей стране почти не появлялось работ этого направления. Этим объясняется скудность ссылок на советскую литературу. Количество приводимых цитат советских источников значительно возросло бы, если бы составители располагали справочником «Хромосомные числа цветковых растений» (1969) под редакцией Ан. А. Федорова, полученным ими, как сказано в предисловии, уже после завершения библиографии.

Как видно из сказанного, рецензируемая книга, отражающая мировую литературу по биосистематике за 20 лет, далеко не удовлетворяет всем требованиям, которые можно было бы предъявить к ней. Но и в ее теперешнем несовершенном виде она найдет широкий круг потребителей, отнюдь не ограничивающийся систематиками. В книге заинтересованы генетики, цитологи, географы, селекционеры, экологи, интродукторы, биохимики и т. п. Все они будут постоянно пользоваться справочником и с нетерпением ждать дополнения к указателю, обещанного его редактором.

ЛИТЕРАТУРА

Тахтаджян А. Л. (1970). Биосистематика: прошлое, настоящее, будущее. Бот. журн., 55, 3: 331—345. — Camp W. H. a. C. L. Gilly. (1943). Biosystematy. Brittonia, 4: 323—385. — Davis P. H. a. V. N. Heywood. (1963). Principles of Angiosperm taxonomy. — International Organization of Plant Biosystematists — Constitution. (1965). Taxon, 14, 2: 48—49.

Д. В. Лебедев.

**Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.**

(Получено 1 XII 1970).

УДК 019.941 : 002.01 : 54 : 576.16 : 61 : 58

Peter Tétényi. Infraspecific chemical taxa of Medicinal plants. Akademiai Kiado, Budapest, 1970: 1—225. (**П. Тетени.** Внутривидовые химические таксоны медицинских растений, 1970)

G. P. YAKOVLEV (A REVIEW). *PETER TÉTÉNYI.* INFRASPECIFIC CHEMICAL TAXA OF MEDICINAL PLANTS. 1970

Номинально книга посвящена вопросам внутривидовой хемотаксономии медицинских растений. Фактически — это программное сочинение по многим принципиальным вопросам хемосистематики, написанное известным автором и в какой-то степени позволяющее судить об основных идеях в этой области биологии. Книга является первым большим обобщением по хемотаксономии внутривидовых единиц и, изданная на английском языке, доступна весьма широкому кругу читателей.

К несомненному достоинству книги следует отнести и то, что автор (возможно, владеющий русским языком) знает и много цитирует русских авторов. Солидная специальная литературная подборка, занимающая большую часть книги, уже сама по себе представляет значительный интерес, и не только для специалистов по хемотаксономии, но и для исследователей ряда смежных направлений биологии.

Книга состоит из двух частей: общей (примерно треть объема), где собственно и дискутируются теоретические и практические вопросы, и частной, представляющей таблицу, в которой сведены данные по видам, характеризующимся полихимизмом.

Небезынтересно привести оглавление общей части. Это: I — Внутривидовая дифференциация (1, 1 — Внутривидовые различия и их возможные причины; 1, 2 — Внутривидовые различия химизма и их причины; 1, 3 — Сущность внутривидовой химической дифференциации, онтогенетическая гипотеза; 1, 4 — Связь формы и функции у внутривидовых химических таксонов); II — Классификация внутривидовых химических таксонов (2, 1 — Отражение внутривидовых различий в классификации; 2, 2 — Химическая классификация; 2, 3 — Внутривидовая химическая классификация); III — Номенклатура внутривидовых химических таксонов (3, 1 — Концепция таксона; внутривидовые категории и сериация таксонов по категориям [categorization]; 3, 2 — Уровень химических таксонов и выражение их специфической природы; 3, 3 — Наименование, диагноз и расположение химических таксонов).

Уже это воспроизведение оглавления вводит читателей в круг проблем, охваченных автором сводки, и, естественно, вызывает интерес у специалистов различных отраслей ботаники. Не будучи хемотаксономистом, я, естественно, не считаю возможным высказываться по узко специальным вопросам, но некоторые общие замечания могут быть сделаны.

Прежде всего мне хотелось бы отметить известную спорность в решении проблем вида, взаимоотношении вида и внутривидовых единиц и в самой концепции этих единиц.

Сомнителен уже главный тезис книги — о первичности химизма по отношению к морфологии. В узком смысле, имея в виду лишь первичность основного метаболизма, этот тезис бесспорен. Но химизм в более широком смысле, включая сюда вторичный метаболизм, находится с другими признаками вида как биологической единицы в более сложной связи. Скорее всего между химизмом или, что почти то же самое, между вторичным метаболизмом и морфологией существует опосредованная связь через генотип и первичный метаболизм. Связь же между ними, представляемая обычно схемой ген—фермент, указывает прямо на единство, взаимосвязь функции и формы организма. Учитывая единство, неверным представляется и вывод, сделанный автором книги, что «начинать классификацию видов. . .» всегда следует с «исследования химических признаков». Разумеется, данные химии открывают для систематики новые возможности, но филогенетическая классификация должна быть, конечно, синтезом данных всестороннего изучения объектов живой природы.

Вопрос об объеме вида, традиционный для биологии, прямо в книге не обсуждается; но признание различных внутривидовых таксонов (хотя бы только химических) как будто определяет позицию автора. Следует, однако, указать, что этот широкий вид автор воспринимает не как объективно существующую реальность, характеризующуюся наследственным единством, а как некую «сумму всех разновидностей..., которые являются формами существования вида». Слов нет, у культурных растений вид часто становится в значительной мере совокупностью искусственно полученных и искусственно поддерживаемых разновидностей (обозначаемых как «cultivar»), но у естественных, «диких» видов вопрос решается не столь просто и не для всех внутривидовых единиц однозначно.

Данные такого рода подробно изложены во многих руководствах по генетике популяций и теории эволюции (на русском языке опубликован ряд сводок, из которых назовем: Н. П. Дубинин, Я. Л Глембоцкий «Генетика популяций и селекция», 1967, М.; Н. В. Тимофеев-Ресовский и др. «Краткий очерк теории эволюции», 1969, М.) и весьма жаль, что взгляды автора базируются чаще всего не на них, а на устаревших во многом биологических работах 50-х годов.

Та или иная трактовка вида тесно связана с вопросом о внутривидовых таксонах. Естественно, что в книге с таким названием автор уделяет значительное внимание внутривидовым категориям, главным образом так называемым внутривидовым «хемотаксонам» (chemotaxa). «Хемотаксоны», по мысли автора, суть систематические единицы, различающиеся между собой только химически. Хемосистематики, судя по высказываниям, приводимым в книге, относятся к термину благожелательно, но невольно возникает вопрос, почему нет особых «морфотаксонов», «генотаксонов», «биотаксонов» и т. п. В книге нет специального определения подвидовых таксонов, но, судя по общему подходу к проблеме и заглавию книги, автор не видит никаких принципиальных различий между отдельными внутривидовыми категориями. Довольно часто термины «varietas», «variation» звучат в книге как синонимы понятия «infraspecific taxon».

Из чтения также выясняется, что среди хемотаксономистов бытует идея, сочувственно отмечаемая автором книги, согласно которой ранг «хемотаксона» определяется по чисто количественным показателям (грубо говоря, различия в одном химическом соединении дают номенклатурно особую форму, различия в двух соединениях — разновидность и т. д.). Такая тенденция к нивелировке значения отдельных признаков существует, как известно, не только в хемосистематике. «Классическая» систематика пережила аналогичный этап своего развития в недавний период более тесного соприкосновения с математическим анализом. Очевидно, и в хемотаксономии подобные идеи объяснимы «болезнью роста». С другой стороны, идея чисто «арифметического» определения таксономических категорий в хемосистематике опять же следствие недостаточно отчетливого понимания того, что химические категории так или иначе являются биологическими категориями в широком смысле слова. Между тем в биологии, и в частности в «классической» систематике, внутривидовые таксоны различаются принципиально, а не только «арифметически». Напомню, что расой (чаще всего номенклатурно обозначаемой как подвид — subspecies, реже как вид — species) принято считать ту или иную определенность (морфологическую, биологическую и т. д.), «помноженную» на определенность географическую. Напротив, экотип не связан с четко очерченным ареалом и обозначается как «forma». Внутривидовые единицы неясного систематического положения теперь чаще обозначают как «varietas» и, судя по фактическим данным специальной части книги, большинство «хемотаксонов» пока что должно быть обозначаемо только этим термином. И хотя Тетени высказывается о расе как о единице неопределенной и нежелательной для дальнейшего использования в практике хемотаксономии, я не встречал специальных указаний, что приведенные выше общебиологические положения не могут быть использованы в практике работы с «хемотаксонами» (и ни один из знакомых мне фитохимиков не утверждал этого).

Заключая небольшой обзор этой нужной книги, я хочу еще раз подчеркнуть, что отмеченные слабости в известной степени симптоматичны и связаны, как сказано выше, с «болезнью роста», а также со стремлением к автономизации, характерным для многих молодых отраслей биологии, к каковым относится и хемосистематика. В дальнейшем здесь несомненно будет происходить более широкий обмен идеями с «классической» систематикой и расширение процесса «биологизации» понятий.

Но, конечно, сами хемотаксономисты должны достаточно ясно представлять место своей области в системе биологических наук. Тогда, очевидно, не придется спорить о преимуществах и степени важности той или иной классификации, и все данные лягут в основу единой эволюционной классификации живой природы.

Г. П. Яковлев.

Ленинградский
химико-фармацевтический
институт.

(Получено 22 VI 1970).

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 : 581.9

АНДРЕЙ АЛЕКСАНДРОВИЧ НИЦЕНКО
(1910—1970)

M. S. BOTCH, V. I. VASILEVICH AND V. S. IPATOV.
ANDREY ALEXANDROVICH NITZENKO (1910—1970)

7 декабря скоропостижно скончался в возрасте 60 лет Андрей Александрович Ниценко, известный советский геоботаник и болотовед.

А. А. родился в Петербурге в учительской семье. В 1931 г. он окончил географический факультет Ленинградского университета по специальности геоботаника и начал работать в области болотоведения. Вначале А. А. был сотрудником Ленинградского филиала Инсторфа, затем Института гидротехники и мелиорации, а позднее — Всесоюзного института механизации торфяной промышленности (сейчас Всесоюзный научно-исследовательский институт торфяной промышленности). По материалам, собранным за этот период работы, А. А. в 1946 г. защищает кандидатскую диссертацию «Эволюция растительности на выработанных торфяниках».

Во время Великой Отечественной войны А. А. служил в Советской Армии, в топографическом отделе Карельского фронта.

В 1949 г. А. А. становится сотрудником кафедры геоботаники Ленинградского университета (ЛГУ), где он читает курс болотоведения, а затем и ботанической географии. В 1955 г. он защитил докторскую диссертацию на тему «Растительность Ленинградской области». С 1964 г. А. А. заведует лабораторией геоботаники Биологического института ЛГУ. Долгое время он был ученым секретарем и заместителем директора этого института. В 1965 г. ему было присвоено звание профессора.

А. А. всегда интересовался проблемами общей геоботаники. Уже в первой своей статье «К вопросу о границах растительных ассоциаций в природе» (1948) он внес много нового в решение этого вопроса, дал первую классификацию границ фитоценозов. Эта статья до сих пор широко цитируется в советской и зарубежной литературе. Одно из центральных мест в научных работах А. А. Ниценко занимала проблема фитоценоза. Критикуя понимание фитоценоза, сложившееся в геоботанике, за его неопределенность, А. А. предложил ряд критериев, позволяющих разграничивать фитоценозы в природе. Им построена наиболее четкая и логически стройная система диагностических признаков растительных ассоциаций. Он горячо отстаивал правомочность построения целого ряда равноправных классификаций растительности, использования признаков местообитаний для выделения единиц растительности. В том, что эти принципы стали сейчас почти общепризнанными, большая заслуга принадлежит А. А. В 1963 г. А. А. опубликовал статью «О некоторых спорных вопросах теории геоботаники», вызвавшую интереснейшую дискуссию в отделе геоботаники Ботанического института АН СССР.

Не менее важен вклад А. А. Ниценко в разработку теории смен растительного покрова. В работе «Наблюдения над изменениями травяного покрова лугов и луговых полян в разные годы» (1962) детально разобрана флюктуационная изменчивость луговых сообществ и прослежены направления изменений ряда ассоциаций. Сукцессии растительности лугов, лесов и болот анализируются им во многих работах, посвященных растительности Северо-Запада. Он сформулировал правило «сдвига вправо», согласно которому производные ассоциации мелколиственных лесов занимают более правое положение в схеме эколого-фитоценотических рядов В. Н. Сукачева, чем коренные ассоциации, на месте которых они возникли.

А. А. создал цикл работ о растительности Ленинградской области, которая изучена им всесторонне. Даже растительность окультуренных ландшафтов и парков нашла здесь достойное место.

Существенный вклад внес А. А. и в болотоведение. Основные его публикации в этой области относятся к 60-м годам, когда он возглавил вновь образованную секцию болотоведения Всесоюзного ботанического общества. В 1968 г. он был назначен председателем советской группы международного проекта «Телма», занимающейся охраной болот и действующей в рамках Международной биологической программы. В этом же году А. А. был назначен заместителем председателя секции изучения болотных биогеоценозов Научного совета по проблеме «Комплексное биогеоценологическое изучение живой природы».

Работы А. А. Ниценко в области болотоведения можно разбить на три группы: 1) посвященные принципиальным, до сих пор не решенным вопросам этой науки; 2) учебные и 3) критические статьи на ряд монографий в области болотоведения, обзорные статьи, персоналии, хроникальные сообщения. Кроме того, он редактировал ряд сборников по болотоведению.

Из работ первой группы наиболее значительными, с нашей точки зрения, являются следующие: «О классификации болотных комплексов» (1960), «Основные понятия болотоведения и их классификация» (1962), «О происхождении грядово-мочажинного рельефа на болотах» (1964) и «О классификации болотных массивов на основе характера торфонакопления» (1967). В этих статьях А. А. высказывал оригинальные взгляды по ряду вопросов, в частности, на происхождение рельефа на болотах; при этом он дал свою классификацию форм болотного микрорельефа, которая является более подробной по сравнению с другими. Им разработана интересная классификация болотных массивов по характеру торфонакопления (болота прерывистого и очагового торфонакопления, болота-плащи и т. п.). Такой подход к типологии болот является необычным и перспективным; он позволяет дать интерпретацию обычных географических типов болот с точки зрения особенностей торфонакопления. В ряде статей А. А. подводятся итоги разработки проблемы классификации растительности болот, типов болот, торфов и указываются возможные пути их развития. По материалам исследований выработанных торфяников, проведенных А. А. еще в довоенный период, им также написан ряд интересных статей.

Особое место среди публикаций А. А. занимает учебник «Краткий курс болотоведения» (1967). Написанный на основе современных данных, этот учебник полезен не только студентам благодаря его лаконичности, четкости и легкости изложения, но и специалистам, поскольку в нем освещены по-новому многие вопросы болотоведения.

Творческая деятельность А. А. была весьма плодотворна и многообразна.[1] Он обращался к самым различным, часто спорным вопросам геоботаники и болотоведения, активно откликался в печати на новые статьи, сводки и т. п., в том числе и иностранные (А. А. свободно владел английским, немецким и французским языками); в списке его работ немало рецензий и рефератов.

А. А. вел большую научно-организационную работу; он заведовал лабораторией геоботаники, являлся председателем секции и членом Президиума ВБО, членом ученых советов ЛГУ и Ботанического института.

С самых первых шагов А. А. на педагогическом поприще вокруг него начала формироваться группа учеников. Многие из них уже имеют ученые степени, но постоянно обращались к своему учителю за советами. Принципиальность, научная честность и скромность, обширный кругозор и эрудиция А. А. Ниценко, не исчезавшая с годами свежесть мышления, щедрость идей — это те качества, которые особенно привлекали к нему учеников, к числу которых относятся и авторы этой статьи. Образ Андрея Александровича Ниценко, прекрасного человека и крупного ученого, никогда не изгладится из памяти тех, кто знал его.

М. С. Боч, *В. И. Василевич* и *В. С. Ипатов*.

**Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.**

(Получено 6 I 1971).

---

[1] Список опубликованных работ А. А. Ниценко будет напечатан в его книге «Фитоценоз и растительные ассоциации как первичные объекты геоботанического исследования». Книга намечена к публикации в 1971 г. в издательстве «Наука».

ХРОНИКА

УДК 581.9+581.543+581.1(575.4)

РАБОТЫ ПО МЕЖДУНАРОДНОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОГРАММЕ НА ПЕСЧАНО-ПУСТЫННОМ СТАЦИОНАРЕ В ЮГО-ВОСТОЧНЫХ КАРАКУМАХ (РЕПЕТЕКСКИЙ ЗАПОВЕДНИК)

L. N. NOVICHKOVA-IVANOVA. IBP WORKS AT THE SAND-DESERT RESEARCH STATION (REPETEK NATURE RESERVE SOUTH-EASTERN KARAKUMY)

В пустынной области Советского Союза, в ряде республик Средней Азии — в Узбекистане, Казахстане, Туркмении и Таджикистане продолжаются работы по изучению биологической продуктивности в рамках МБП.

16 и 17 марта 1970 г. были проведены отчетные заседания научных сотрудников Каракумской экспедиции Ботанического института АН СССР (БИН) и других учреждений, принимающих участие в изучении продуктивности пустынных биогеоценозов. Было заслушано 19 сообщений, базирующихся на материалах, полученных в течение пяти вегетационных сезонов (начиная с 1965 г.) и прямо или косвенно связанных с проблемой изучения продуктивности. Все сообщения можно подразделить на несколько групп: 1) морфолого-физиологические исследования пустынных растений; 2) изучение продуктивности основных растительных сообществ; 3) изучение низших растений (бактерий, грибов, водорослей); 4) зоологические исследования.

Во вступительном слове **Л. Е. Родин** (БИН) дал общую характеристику изучаемой территории, изложил программу и цели исследований.

Репетекский заповедник (Туркменская ССР) был избран местом для проведения исследований по планам Международной биологической программы, исходя из следующих соображений: 1) Репетек — первая в мире станция в песчаной пустыне (организована в 1912 г. Русским географическим обществом); 2) начиная с 1912 г., здесь почти непрерывно велись исследования; 3) Репетекский заповедник — «Locus classicus» Каракумов, он находится в долине Пра-Амударьи на аллювиальной толще, переработанной эоловыми процессами, рельеф здесь характеризуется сочетанием гряд и «долин» (рельеф и растительность сохранились в относительно нетронутом состоянии); 4) наличие большого задела в познании растительности, животного мира и среды (более 300 публикаций); 5) наличие служебных и жилых помещений и метеостанции.

Репетекский заповедник привлекал также и тем, что доминирующие здесь черносаксаульники (Haloxyloneta aphylli) и белосаксаульники (Haloxyloneta persici) — сравнительно просто организованные сообщества (если сравнивать их, например, с широколиственным лесом). В предшествовавших началу данных работ беседах с В. Н. Сукачевым и Н. В. Тимофеевым-Ресовским выяснилось, что для изучения полного баланса обмена веществ и энергии нужно выбрать именно более просто организованный биогеоценоз. В соответствии со всем этим в Репетеке и были начаты исследования Ботанического института АН СССР совместно с Институтом пустынь АН Туркменской ССР.

Конечная цель намеченных исследований — познание процессов, обусловливающих продуктивность и определяющих ее факторов (косная среда и взаимоотношения между организмами и средой), а также биологического круговорота основных химических элементов.

Из трех основных компонентов биогеоценоза (автотрофные организмы; гетеротрофные организмы-консументы и редуценты; косная среда — почва и приземный слой атмосферы) особое внимание за истекшие годы было уделено автотрофным организмам, поскольку количественные показатели, характеризующие массу органического вещества биогеоценоза, определяются прежде всего автотрофами — зелеными фотосинтезирующими растениями.

Изучались отдельные звенья и гетеротрофной части биогеоценоза, так же как и некоторые элементы косной среды. Недостаток соответствующих специалистов ограничивал возможности исследований.

Научное руководство исследованиями осуществлялось О. В. Заленским, Л. Е. Родиным и В. М. Свешниковой.

Доклад **О. В. Заленского** был посвящен теоретическому анализу экосистем пустынь. По мнению автора, учение об экосистемах представляет выдающуюся ценность потому, что оно позволяет комплексно рассматривать различные уровни их организации и в конечном итоге исследовать сложные механизмы их функционирования, определяющие биологическую продуктивность. С точки зрения докладчика, выяснение вопроса о том, как функционируют те или иные экосистемы в определенных типах ландшафтов, как происходит регулирование их работы при изменениях условий среды, представляется более важным, чем простое определение величины биологической продуктивности.

Экосистемы пустынь в этом отношении имеют выдающийся интерес. Они характеризуются сравнительно простой структурной организацией и отчетливо выраженной зависимостью от ведущих для области пустынь факторов — дефицита влаги, высокой солнечной радиации и экстремальных значений температуры, и поэтому представляют собой хорошую модель для исследования экосистем. В докладе Заленского приводится описание такой модели. Несмотря на большое разнообразие экосистем пустынь, у них можно отметить некоторые общие особенности. Среди них прежде всего следует назвать малую емкость среды. Вследствие этого популяции древесных и кустарниковых пустынных растений имеют малую плотность и высокую дисперсность, которые весьма незначительно изменяются во времени. Во многих типах пустынь, как например в Юго-Восточных Каракумах, емкость среды увеличивается за счет развития популяций эфемеров и эфемероидов. Кривые роста популяций быстро достигают уровня насыщения. Смена популяций происходит весьма медленно.

Таким образом, экосистемы пустынь являются весьма стабильными. Они имеют высокий биотический потенциал и характеризуются высокой мерой сопротивления внешним воздействиям. Последняя особенность объясняется развитием многообразных морфологических и физиологических адаптаций. Среди них особенно эффективными являются периодическое сбрасывание ассимиляционных органов, их вертикальная ориентация в пространстве, образование скоплений ассимиляционных побегов (в результате которого увеличивается листовой индекс), высокая степень толерантности основных физиологических процессов. Вследствие всех перечисленных особенностей фотосинтез, а также эмбриогенез растений экосистем пустынь оказываются в высокой степени застрахованными от неблагоприятного действия факторов внешней среды. Многочисленные данные, подтверждающие высказанное предположение, получены при эколого-физиологических исследованиях растений Каракумов.

Эколого-физиологические исследования в Каракумах, проведенные по широкой программе, освещают ряд крупных проблем, связанных с изучением фотосинтеза, метаболизма, дыхания, водного режима, в том числе транспирации.

В. Л. Вознесенский (БИН) изложил итоги изучения дневных и сезонных изменений интенсивности фотосинтеза и его зависимость от температур у 19 типичных, в том числе и эдификаторных видов песчаной пустыни.

В результате предварительного анализа ассимиляционной деятельности пустынных растений, которая изучалась радиометрическим и кондуктометрическим методами, выделены три группы видов. Первая группа — растения со слабой интенсивностью фотосинтеза (наблюдаемой — до 10 мг CO_2/г · час, потенциальной — до 40 мг); ими оказались афильные кустарники и деревья — *Haloxylon persicum*, *H. aphyllum*, *Ephedra strobilacea*, *Calligonum caput-medusae* и *Salsola richteri*. Вторая и третья группы — растения со средней и высокой интенсивностью фотосинтеза (наблюдаемой — до 40, потенциальной — выше 40 и до 190 мг CO_2/г · час); к ним относятся растения, заканчивающие цикл развития в мае: некоторые виды *Astragalus*, *Smirnovia turkestana*, *Ferula litwinowiana*, *Jurinea derderioides*, *Eminium lehmannii*, *Senecio subdentatus*.

У подавляющего большинства растений отсутствует депрессия фотосинтеза в дневное время, а средние величины годовой продуктивности у растений как со слабой, так и с высокой интенсивностью фотосинтеза одинаковы.

Заметный фотосинтез у большинства растений начинается при температуре выше 3° и лишь у некоторых — при —2, —5°. Средняя оптимальная температура истинного фотосинтеза соответствует 30°, а для наблюдаемого 28°, но в весенний период она бывает на уровне 20—22°, а летом сдвигается в сторону высоких температур и достигает 35—40°. Максимальная температура, выше которой фотосинтез прекращается, равна 55—56° (у саксаулов выше 50—51°, у песчаной акации выше 48°).

Зависимость фотосинтеза растений Каракумов от интенсивности освещения изучалась **Р. М. Рейнус** (БИН). Установлено, что пустынные виды относятся к очень светолюбивому типу; однако, несмотря на интенсивный приток солнечной радиации, у обитающих здесь растений не выработался единый тип по отношению к свету. У одной группы растений насыщения фотосинтеза светом не происходит вплоть до полного солнечного освещения (это преимущественно растения барханных песков), у другой — зависимость интенсивности фотосинтеза от освещенности выражается типичными кривыми «насыщения»; зона светового насыщения лежит у них в пределах 50—70% от полного солнечного освещения (сюда относятся виды, обитающие в бугристых песках, при близком залегании грунтовых вод). Можно предполагать, что отношение к свету и положение уровней «насыщения» зависят, помимо условий освещения, от биологических особенностей — анатомического строения листьев, ритма развития растений и т. д.

Изучение водного режима растений осуществлялось **В. М. Свешниковой** (БИН). Помимо установления его главных показателей (водный дефицит, сосущая сила, осмотическое давление, транспирация и амплитуды их дневных и сезонных изменений) были изучены: способность к гигроскопическому поглощению водяных паров воздуха надземными частями растений; градиенты запаса воды в разных частях растений; водный режим гетерофильных и афильных растений, а также влияние водного дефицита на фотосинтез и дыхание.

У исследованных видов уровень транспирации оказался разнообразным — от очень высокого до весьма умеренного, причем период с наивысшей транспирацией относительно короток, тогда как период с наименьшей скоростью транспирации очень продолжителен и заметно варьирует у разных видов. У доминирующих видов водный режим наиболее стабилен. Обстоятельно изучалось поглощение растениями водных паров из атмосферы (интенсивность поглощения, влияние температуры воздуха и степени обезвоживания побегов, а также продолжительности экспозиции). Эта способность проявилась у 8 из 12 изученных видов растений.

При изучении естественного водного дефицита **Н. И. Бобровской** (БИН) было обнаружено, что у всех растений песчаной пустыни недостаток влаги до полного насыщения не превышал 20—25%. У саксаула *Haloxylon persicum*, акации *Ammodendron conollyi*, кандыма *Calligonum caput-medusae* и черкеза *Salsola richteri* летом часто встречались величины водного дефицита, равные 6—15%, а весной он совсем невелик.

Установлено, что наибольший недостаток насыщения (сублетальный или пограничный дефицит), который могут вынести растения пустынь при завядании, составляет 46—53%. Оказалось, что в экстрааридных условиях естественный водный дефицит никогда не приближается к максимально возможному, и, таким образом, можно утверждать, что доминирующие виды древесной и кустарниковой растительности песчаной пустыни имеют хорошо отрегулированный водный баланс и не испытывают затруднений в обеспечении влагой.

Сообщение о теплоустойчивости клеток сделал **А. Язкулыев** (Институт ботаники АН Туркм. ССР), который изучал это явление на *Aristida karelinii*. Установлено, что чем выше температура закаливания, тем выше теплоустойчивость. При высокой величине теплоустойчивости происходит уменьшение фотосинтетической активности листьев, жизненные процессы угнетены. Однако не обнаружено связи между теплоустойчивостью и водным хозяйством растения.

Изучая транспирацию растений, **Д. Бердыев** (Пединститут, Тадж. ССР), чтобы иметь возможность оценить полученные данные, провел наблюдения над ритмом развития *Smirnovia turkestana*. Он обнаружил у нее четыре генерации побегов и листьев. Скорость роста побегов, средний размер листовой пластинки и длительность их жизни в периоды развития этих генераций различны. Так, длительность существования листьев 1-й генерации равна 66—73 дням, они отмирают к концу мая; средний размер листовой пластинки — 180 мм². Листья 3-й генерации значительно мельче, размеры их листовой пластинки колебались в пределах 38—70 мм²; листья 4-й генерации имели размеры 13—16 мм², в 10—11 раз меньше, чем у листьев 1-й генерации. Таким образом, путем резкой редукции транспирирующей поверхности на протяжении вегетации достигается удивительная адаптация растения к крайним условиям существования.

Длительные исследования морфологии и фенологии многолетних растений Каракумов (деревья, кустарники, полукустарники, травянистые многолетники) позволили **А. П. Стешенко** (БИН) выделить четыре группы по ритму развития. 1-я группа — период генеративного развития сильно растянут (185—210 дней), нарастание вегетативных побегов происходит после цветения (*Haloxylon persicum*, *H. aphyllum*); 2-я группа — генеративный период короткий (60—85 дней), нарастание вегетативных побегов слабое до цветения и интенсивное — после цветения (*Smirnovia turkestana*, *Ammodendron conollyii* и др.); 3-я группа — генеративные побеги образуются как боковые на вегетативных; основные фазы развития проходят за 120—130 дней на протяжении самых жарких месяцев (*Salsola richteri* и др.); 4-я группа — продолжительный период вегетации, с образованием все новых генеративных побегов (*Heliotropium arguzioides*, *Convolvulus divaricatus*, *Aristida karelinii*).

Кроме того, изучены типы формирования крон деревьев и кустарников. Для деревьев и крупных кустарников характерно симподиальное нарастание ветвей, стареющие ветви замещаются новыми, возникающими из спящих почек, находящихся на ветвях 3—7 порядка. У более мелких кустарников замещение ветвей чаще происходит у основания скелетных осей.

Формирование корневых систем деревьев, выращиваемых в Каракумах, изучалось **М. Кошуновым** (Институт пустынь АН Туркм. ССР). Выявлено (на примере цезальпинии), что всасывающая поверхность корней достигает максимума в период бутонизации и начала цветения. В летний период количество активных всасывающих и ростовых корней сокращается, и лишь осенью вновь наблюдается их усиленный рост.

Серию докладов по продуктивности открыл **П. Д. Гунин** (Репетекская песчано-пустынная станция, Институт пустынь АН Туркм. ССР). Он обрисовал общие физико-географические условия песчаных пустынь в районе Репетека — рельеф, почвы, их водный режим и структуру растительного покрова.

Биологическая продуктивность основных фитоценозов изучалась **Ю. М. Мирошниченко** (БИН). Исследованы илаковый и разнотравносолянковый черносаксаульники в долинообразных понижениях, илаковый белосаксаульник на мелкобугристой равнине и разреженный кустарниково-белосаксаульник на слабозаросшей песчаной гряде.

Изучались общая продуктивность и структура растительной массы в надземной и подземной частях с учетом видового состава, возраста, жизненного состояния и роста особей, составляющих вышеназванные фитоценозы, вертикальное и горизонтальное распределение фитомассы, мозаичность фитоценозов.

Ю. М. Мирошниченко совместно с Р. Тогызаевым поставил опыты с целью многолетнего изучения круглогодичной динамики опада саксаулов и кустарников. Определяется запас многолетнего и однолетнего опада, его интенсивность в зависимости от метеорологических условий и экологических факторов среды. Выявлена неравномерность распределения опада саксаулов и кустарников на территории, занимаемой сообществом. Проведены методические исследования по определению количества опада со всей площади, а также опадоуловителями — ящиками, поставленными под модельными особями.

Изучалась также сезонная динамика нарастания фитомассы вегетативных, генеративных и ростовых побегов черного и белого саксаулов и их опада, а также дневная и сезонная динамика содержания влаги в побегах. Установлено, что темп нарастания фитомассы побегов и содержание в них влаги значительно колеблются в зависимости от возраста и жизненного состояния растений. Большое влияние на интенсивность прироста побегов и их опада, а также на оводненность побегов оказывают экологические условия.

Проводились исследования сукцессий растительности под влиянием опада саксаула. Выявлено, что опад его, способствуя засолению, губительно действует на илак. При усыхании саксаула опада становится меньше и засоление постепенно снижается, что обусловливает поселение под кронами сначала солеустойчивых растений — видов *Suaeda*, *Londesia*, *Matricaria lamellata*, *Schismus arabicus*, а позднее и других растений. Установлено, при каком количестве опада черного саксаула происходит гибель илака, при каком количестве начинается поселение солеустойчивых растений, а также какова зависимость между количеством опада саксаула, видовым составом травянистой растительности и ее биологической продуктивностью.

С целью выяснения действия опада разных видов кустарников на илаковые заросли заложены специальные опыты: на илаковый травостой насыпались разные количества опада черного саксаула, белого саксаула, эфедры и джузгуна. Почти полное отсутствие возобновления саксаула среди илака объясняется их сильной конкуренцией за влагу. Исследования (Л. Е. Родин и Ю. М. Мирошниченко, 1968 г.) показали, что влажность почвы под илаком в 3—4 раза ниже, чем в приствольных пятнах черного саксаула. Влажность почвы в микроассоциациях под кронами саксаула выше (примерно в 2—3 раза), чем на участках с илаком. В то же время засоление в микропоясах меньше, чем в приствольных пятнах; это и обусловливает возможность выживания большинства всходов саксаула именно в микроассоциациях.

Исследования зависимости развития сеянцев саксаула и поселения разнотравья от засоления почвы и ее влажности проводились с участием Н. И. Базилевич (Почвенный институт им. В. В. Докучаева) и В. М. Свешниковой. Взяты почвенные образцы на химический анализ и влажность, а также образцы растений для определения осмотического давления. Заложены профили в экологическом ряду: оголенное пятно—сведовый пояс—ромашково-шисмусовый пояс—илаковый покров.

Р. Тогызаев (Институт пустынь АН Туркм. ССР) изучал продуктивность надземной массы растительных сообществ на экологическом профиле протяженностью в 7 км, который пересекает все основные формы рельефа в пределах Репетекского заповедника; здесь четко выделяются меридиональная грядовость и межгрядовые понижения.

Уровень грунтовых вод находится на разных глубинах: под высокими песчаными грядами на глубине 20—40 м, а в межгрядовых понижениях с равнинными бугристыми песками, а также широких долинообразных понижениях, занятых зарослями черного саксаула, на глубине от 4—8 до 10—15 м.

По профилю выделены следующие растительные ассоциации: а) илаковый черносаксаульник с эфемерами (Haloxylon aphyllum—Carex physodes+Ephemerae); б) илаково-разнотравносолянковый черносаксаульник (Haloxylon aphyllum—Carex physodes+Salsola sp. sp.); в) илаковый белосаксаульник с эфемерами (Haloxylon persicum—Carex physodes+Ephemerae); г) кандымовый белосаксаульник с эфедрой и сюзеном (Haloxylon persicum+Calligonum sp. sp.+Ephedra strobilacea+Ammodendron conollyi); д) сюзеновый кандымник с черкезом и селином (Calligonum sp. sp.+Ammodendron conollyi+Solsola richteri+Aristida karelinii); е) эремоспартоновый сюзенник с кандымом и селином (Ammodendron conollyi—Eremosparton flaccidum+Calligonum sp. sp.—Aristida karelinii).

Наибольший запас надземной фитомассы по профилю выявлен в илаково-разнотравносолянковом черносаксаульнике — 67.9 т/га и в илаковом черносаксаульнике с эфемерами — 12.3 т/га.

Надземная фитомасса в илаковых белосаксаульниках с эфемерами составляла 5.2 т/га. Сравнительно низкий запас надземной фитомассы отмечен в изреженных группировках песчаной гряды — в кандымовом белосаксаульнике с эфедрой и сюзеном максимальная фитомасса равнялась 2.9 т/га, в сюзеновом кандымнике с черкезом и селином — 0.5 т/га, а в эремоспартоновом сюзеннике с кандымом и селином всего лишь 0.18 т/га.

Распределение надземной массы черного саксаула по фракциям: древесина (стволовая часть куста с толстыми ветками) — 71.8%; хмыза (ветки незначительной толщины и побеги прошлых лет) — 22.7%; зеленая масса (побеги текущего года) — 5.5%.

О результатах изучения микроорганизмов пустыни Юго-Восточных Каракумов доложил **И. С. Скалон** (БИН).

Ризосфера исследована у 18 видов растений, которые по степени заселенности микроорганизмами разделены на три группы: обильно заселенные — *Carex physodes*, *Aristida karelinii*, *Calligonum caput-medusae* и др.; среднезаселенные — *Haloxylon aphyllum*, *Smirnovia turkestana*, *Eremosparton flaccidum* и др.; слабозаселенные — *Eminium lehmannii*, *Acantophyllum elatius* и др.

На корнях растений кустарниковых и древесных сообществ по сравнению с травянистыми сообществами в большом количестве обнаружены целлюлозоразлагающие бактерии.

В черносаксаульниках, в понижениях с сообществами солянок, эфедры и кандымов состав микробоценоза как одного из компонентов биогеоценоза более разнообразен, чем на грядовых и барханных песках. Этому способствует накопление в понижениях и под кустами саксаула опада, который предохраняет почву от чрезмерного иссушения и, кроме того, является энергетическим материалом.

Численность почвенных микроорганизмов зависит от характера растительного покрова и почвенно-экологических условий.

В почве приствольных кругов черного саксаула развитие микроорганизмов подавлено, по-видимому, в результате содового засоления. В этих условиях лучше развиваются микроскопические грибы и крайне слабо — спорообразующие бактерии и актиномицеты.

В изученных растительных сообществах и в голых барханных песках найдены в больших количествах (миллионы клеток в 1 г песка) олигонитрофильные микроорганизмы и микроорганизмы, использующие минеральные источники питания. Развиваясь за счет последних и отмирая, они способствуют накоплению в почве органических веществ. Кроме того, многие олигонитрофильные микроорганизмы усваивают азот воздуха (от 0.8 до 3.2 мг азота на 1 г израсходованного сахара), обогащая им почву. Из других свободноживущих азотфиксаторов были найдены в относительно небольших количествах азотобактер и клостридиум (*Clostridium pasteurianum*). Можно предполагать, что в песках юго-восточных Каракумов азотный запас создается не только бобовыми растениями, но также почвенными микроорганизмами.

В весенние периоды 1966, 1967 и 1969 годов **В. А. Мельником** (БИН) выявлен состав паразитных грибов отдельных растительных сообществ Репетекского заповедника.

В илаковом черносаксаульнике (*Haloxylon aphyllum*, *Carex physodes*) по долинам с близким залеганием грунтовых вод из несовершенных грибов наиболее широко распространены *Septoria didymospora* на *Carex physodes*, *S. ferulicola* на *Ferula litwinowiana* и *Rhabdospora ephedrella* на *Ephedra strobilacea*. Из пероноспоровых наиболее распространен *Peronospora isatidis* на *Isatis emarginata* и *I. minima*. Реже встречается *P. arnebiae* на *Arnebia decumbens*. Из ржавчиных наибольшее распространение имеют *Puccinia bromina* на *Bromus tectorum* и *P. agropyrina* на *Eremopyrum buonapartis* и *E. orientale*. Широко распространены головневые грибы — *Ustilago zernae* на *Bromus tectorum*, *U. triseti* на *Trisetum cavanillesii* и *U. turcomanica* на *Eremopyrum buonapartis* и *E. orientale*. Из сумчатых единично встречаются *Leveillula taurica* f. *haloxyli* на *Haloxylon aphyllum*.

В илаковом белосаксаульнике (*Haloxylon persicum*, *Carex physodes*) по мелкобугристым заросшим пескам с глубоким залеганием грунтовых вод, как и в предыдущих сообществах, сильно распространены *Septoria didymospora*, *Rhabdospora ephedrella* и *Septoria ferulina* на *Dorema sabulosum*. Состав ржавчинных значительно беднее — только *Puccinia bromina* столь же обильна и часто встречается, как и в илаковом черносаксаульнике. На *Bromus tectorum* часто паразитирует *Ustilago zernae*, на *Trisetum cavanillesii* — *U. triseti*. Из пероноспоровых широко распространена *Peronospora isatidis*.

В белосаксаульно-джузгуно-аммодендроновых (*Haloxylon persicum*, *Calligonum* sp. sp., *Ammodendron conollyi*) сильно разреженных сообществах на барханных песках из несовершенных грибов широко распространены *Rhabdospora ephedrella*, *Septoria ferulicola* и *S. ferulina* на характерных для них растениях. Кроме того, на *Aristida karelinii* и *A. pennata* обычен *Selenophoma aristidae*, а на *Astragalus paucijugus* — *S. septorioides*. Как и в предыдущих сообществах, широко распространен здесь ржавчинный гриб *Puccinia bromina*, нередок также *P. aristidae*, паразитирующий на *Aristida karelinii* и *Tournefortia sogdiana*. Головневые грибы в этих условиях не были обнаружены, а пероноспоровые представлены в незначительном количестве.

Перечисленные выше паразитные грибы являются наиболее вредоносными и широкораспространенными и существенно влияют на продуктивность растительных сообществ юго-восточных Каракумов.

Весенние аспекты почвенных альгосинузий Каракумов изучались **Л. Н. Новичковой-Ивановой** (БИН).

При изучении водорослей выявлены разнообразие и закономерности распределения альгосинузий, их динамика и участие отдельных видов в синузиях.

Для выяснения флористического состава водорослей и строения альгосинузий и комплексов микросинузий черносаксаульников следует использовать разные методы сбора образцов — от метода ландшафтных профилей и транссектных сборов в ассоциациях до детальных микросборов в подкронных участках растений-эдификаторов. Можно предполагать, что флористическое разнообразие альгосинузий невелико. В весенний период, при доминирующем значении синезеленых водорослей, определенную роль играют и одноклеточные зеленые водоросли (*Chlorococcaceae* и *Chlorosphaeraceae*), постоянно присутствуют и диатомовые.

Несколько иные синузии водорослей в котловинах и на северных склонах бугров в межгрядовых депрессиях. В весенний период здесь развивается в массовом количестве зеленая одноклеточная водоросль *Chlorococcum wimmeri* с высоким содержанием оранжево-красного пигмента. Группа одноклеточных зеленых водорослей является более коротковегетирующей или эфемерной по сравнению с синезелеными водорослями. В подкронных зонах черного саксаула развиваются синузии, в которых доминирует синезеленая водоросль *Microcoleus vaginatus* с примесью *Anabaena variabilis* f. *tenuis*.

В подвижных субстратах белосаксаульников были обнаружены диатомовые, одноклеточные зеленые и синезеленые водоросли, которые здесь не слагают синузий, так как они малочисленны и рассеяны в поверхностном слое. В весенний период на вершинах барханных гряд с белым саксаулом число клеток водорослей колебалось от 0.5 до 3.7 тысяч в 1 г песка; в черносаксаульнике под илаком оно было значительно выше — от 0.5 до 229 тысяч. Максимальное число клеток водорослей под кроной черного саксаула наблюдалось в начале второй декады апреля; при влажности поверхностного горизонта, равной 7.2%, оно достигало 885 тысяч клеток на 1 г почвы.

Проведенные наблюдения, свидетельствующие о значительной заселенности поверхностного слоя песков водорослями и их активной вегетации в весенний период, дают основание рассматривать альгосинузии как структурную часть пустынных фитоценозов и предполагать, что они оказывают определенное влияние на почвообразовательный процесс, в частности на круговорот азота в этих сообществах.

Псиллиды (Psylloidea, Homoptera) на джузгунах и их приспособительные особенности исследовались **М. М. Логиновой** (ЗИН).

Род *Calligonum* — эндем Сахаро-Гобийской пустынной области, своего расцвета достиг среди саванноподобной растительности Турана. Именно здесь на видах этого рода обитает наиболее богатая и крайне специализированная фауна псиллид (триба Pachypsylloidini, роды Eremopsylloides Log. и Pachypsylloides Bergev.). Псиллиды — мелкие (2—5 мм) сосущие насекомые, паразиты растений, питающиеся их соками обычно в течение всего жизненного цикла. Медленная монофилетическая эволюция джузгуновых псиллид тесно сопряжена с эволюцией рода *Calligonum*; основной фон ее составляли узкая пищевая специализация (олигофагия и монофагия) и аридные условия. Триба Pachypsylloidini имеет сахаро-гобийский ареал; распределена она по зоне пустынь следующим образом: Северная Африка — 2 вида, Монголия — 5, Средняя Азия и Казахстан — 22 вида.

Исследования в Репетеке весной—летом 1968 г. и осенью 1969 г. показали, что на пяти основных видах джузгунов здесь обитает 16 видов псиллид. Изучена биология 12 представителей рода Pachypsylloides.

В этом роде установлены две биологические группы видов (ныне выделенных в подроды), резко различающиеся не только морфологически, но и особенностями развития. I биогруппа (4 вида) характеризуется ранневесенним развитием, моноцикличностью, неспособностью к галлообразованию. У этих видов зимуют нимфы II возраста. Отродившиеся нимфы единственного весеннего поколения после непродолжительного периода питания впадают в летнюю диапаузу (с конца мая по конец сентября). У II биогруппы (8 видов) развитие сдвинуто на конец весны, все виды — галлообразователи, имеют по 2—3 поколения в год. Зимуют имаго. Развитие продолжается и в жаркий период, когда вид обеспечен кормом (если на его кормовом растении новые зеленые побеги образуются в течение всего вегетационного сезона).

Все поврежденные галлами ассимиляционные и генеративные побеги после завершения нимфального развития псиллид постепенно подсыхают и опадают. Виды эти массовы в Репетеке, так что опад зеленой массы, вызванный их повреждениями, достигает высокого процента.

Наблюдениями в Репетеке показано, что каждый вид джузгуна заселяется 2—10 видами псиллид, нередко совместно обитающими на одном кусте. Наиболее богатую фауну — 10 видов — имеет *Calligonum caput-medusae*. Это еще один пример уже отмечавшейся во время биокомплексных исследований в Центральном Казахстане закономерности — наибольшего освоения насекомыми доминирующих на больших площадях видов растений.

Джузгуновые псиллиды — это не экологические гомологи, а близкие симпатрические виды, выработавшие в ходе эволюции стабильные зоны экологического неперекрывания, благодаря которым и возможно их длительное сосуществование. Будучи всесторонне приспособленными к условиям существования в пустыне (малая подвижность, способность к галлообразованию, потеря одной-двух линек в метаморфозе и т. д.), они показывают удивительно точную корреляцию своего развития с фенологией кормового растения. В распределении их в пределах определенных вариантов песчаных пустынь и в кроне одного куста усматривается ряд изолирующих механизмов, обеспечивающих низкий уровень конкурентных взаимоотношений между близкими видами. Это прежде всего монофагия (приуроченность к определенному виду кормового растения), биотопическая изоляция в результате различного стационарного и ярусного распределения видов; сезонная изоляция, выявленная на примере двух биологических групп и, наконец, разновременность развития, особенно четкая у видов, занимающих близкие экологические ниши.

Н. И. Базилевич сообщила о программе изучения почвенных процессов методом лизиметров. Опыты были заложены ею в шести точках осенью 1969 г.

В конце совещания Л. Е. Родин отметил, что для дальнейшего развития работ необходимо привлечение ряда специалистов с целью изучения гетеротрофной части биогеоценозов, а также микроклимата в исследуемых опорных сообществах.

О ряде интересных исследований, проведенных в указанный период в Репетеке, не было сделано сообщений, так как не все работающие на этом стационаре смогли принять участие в совещании.

Заканчивая этот краткий, неполный обзор исследований пустынных биогеоценозов в Каракумах по МБП, следует подчеркнуть, что в Репетеке проведены исследования большого объема; одни из них близки к завершению (изучение фотосинтеза, водного баланса), другие еще только развертываются (изучение педофауны, почвенных растворов).

Исследования по МБП продолжаются, и наличие коллектива, о работах которого рассказано в этом обзоре, позволяет высказать мнение, что в Репетекском заповеднике должна быть организована одна из глобальных станций, намечаемых по межгосударственному проекту «Человек и биосфера».

Л. Н. Новичкова-Иванова.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 11 VIII 1970).

УДК 006.3 (98).0001.2

IV СИМПОЗИУМ ПО ПРОБЛЕМАМ КРАЙНЕГО СЕВЕРА

M. P. AKHMINOVA. IVth SYMPOSIUM DEVOTED TO THE PROBLEMS OF THE EXTREME NORTH

С 10 по 12 марта 1970 г. в г. Свердловске проходил IV симпозиум, посвященный проблемам комплексного изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Крайнего Севера. Организацию симпозиума взял на себя Институт экологии растений и животных Уральского филиала АН СССР. Симпозиум был посвящен 100-летию со дня рождения В. И. Ленина.

Основная цель симпозиума заключалась в обсуждении итогов комплексного изучения почв, растительности, животного мира и микроорганизмов Крайнего Севера в их тесной связи и взаимодействии. Таким образом, по своему содержанию симпозиум имел ясно выраженный биогеоценологический характер. Он ставил перед собой задачу координации изучения и разработки принципов и методов рационального использования и охраны той части биосферы, которая трактуется сейчас как фитогеосфера (Е. М. Лавренко) и биогеоценотический покров земли (В. Н. Сукачев). Основное внимание, однако, было сконцентрировано на вопросах, касающихся организмов, условий их существования, а также взаимодействия между ними и элементами среды. К биологическим ресурсам помимо растительного и животного мира и микроорганизмов была отнесена почва. Неорганические компоненты биогеоценотического покрова рассматривались лишь в той мере, в какой они могут влиять на растительность, животный мир и микроорганизмы.

На совещании были определены также основные направления и ближайшие перспективы комплексных исследований природы Крайнего Севера. Большое внимание уделялось вопросам охраны, восстановления и рационального использования биологических ресурсов этой территории.

Симпозиум вызвал живейший интерес специалистов самого различного профиля: геоботаников, физиологов растений, зоологов, микробиологов, почвоведов и других. В нем приняло участие 210 ученых, представлявших все научно-исследовательские центры различных городов Советского Союза, в той или иной степени принимающие участие в изучении природы Севера.

Программа предусматривала доклады как по общим теоретическим проблемам комплексного изучения и рационального использования биологических ресурсов Крайнего Севера, так и по итогам конкретных исследований в этой области. Тезисы докладов перед началом совещания были опубликованы и распространены среди его участников.[1]

На симпозиуме было заслушано 28 докладов. В дополнение к ним на стендах были продемонстрированы результаты исследований 46 участников симпозиума.

IV Всесоюзный симпозиум по проблемам Крайнего Севера получил приветствие от акад. Е. М. Лавренко, возглавляющего научный Совет по проблеме «Комплексное биогеоценотическое изучение живой природы и научные основы ее рационального освоения и охраны». В этом приветствии подчеркнута большая народнохозяйственная важность изучения биогеоценозов Крайнего Севера и выражалась уверенность, что настоящий симпозиум сыграет большую роль в развитии биогеоценотических исследований в нашей стране.

Со вступительным словом к делегатам симпозиума обратился чл.-корр. АН СССР **С. С. Шварц** (Институт экологии растений и животных, г. Свердловск). Он подчеркнул, что территория Крайнего Севера сейчас вовлекается в сферу интенсивного промышленного освоения и индустриализации. Биологические ресурсы этой огромной территории невелики, хотя и представлены ценными группировками растений и животных, хорошо приспособленными к крайне неблагоприятным условиям среды Арктики. Они представляют большую народнохозяйственную ценность и требуют бережного и внимательного отношения с учетом того, что населенность Крайнего Севера будет все более увеличиваться. Поэтому одна из основных задач исследований должна заключаться во всестороннем изучении продуктивности биоценозов различных районов Арктики с применением самых современных методов.

Углубленное изучение экосистем тундр и лесотундр на количественной основе позволит разработать принципы и методы рационального использования животного и растительного мира Крайнего Севера.

Доклад **Б. А. Тихомирова** (Ботанический институт АН СССР, Ленинград) был посвящен анализу особенностей биогеоценотического покрова тундры и процессов, происходящих в биосфере Крайнего Севера. Детально разобрав сложные и многообразные связи между почвами, растительностью и животным миром, между биоценозами тундры и физико-географической средой, он показал причины низкой продуктивности и слабой функциональной активности растительных сообществ и биогеоценозов тундры (низкие температуры и их резкие перепады в короткие периоды вегетации, наличие вечной мерзлоты, недостаток питательных веществ в почве и замедленный темп минерализации растительных остатков).

Особое внимание Тихомиров уделил вопросам охраны природы и организации сети заповедников на Крайнем Севере. Заповедники, по мысли докладчика, должны служить основными экспериментальными базами для развития биогеоценологических исследований. Исследовательскую работу в заповедниках необходимо проводить в тесном контакте с сетью стационаров Академии наук СССР. Далее докладчик определил основные направления исследований в тундре, подчеркнув, что они должны развиваться на основе реализации и конкретизации идей В. Н. Сукачева об изучении процессов обмена веществ и потока энергии в биогеоценотических системах.

Доклад **С. М. Успенского** (Московский государственный университет) был посвящен принципам охраны природы Арктики. Докладчик отметил, что растительный и почвенный покровы Арктики сейчас сильно разрушаются и трансформируются в результате нерациональных хозяйственных воздействий. Существующие меры по охране природных богатств Крайнего Севера мало эффективны и не в состоянии предотвратить этот процесс.

Выдвинутый тезис был развит и дополнен в выступлениях других участников симпозиума и вызвал живейший обмен мнениями. Была выражена тревога специалистов за судьбу уникального животного и растительного мира Крайнего Севера.

В. Н. Андреев (Институт ботаники, Сибирское отделение АН СССР, г. Якутск) в своем докладе убедительно показал, к чему приводит нерациональное использование кормовых ресурсов Крайнего Севера. Он подчеркнул необходимость срочных мер по охране и более рациональному использованию пастбищных угодий.

В докладе **Б. Н. Норина** (БИН, Ленинград) были освещены вопросы изучения синузиальной структуры растительных сообществ лесотундры. Статистический анализ массовых описаний сообществ и эксперименты показывают, что в условиях лесотундры между видами одного яруса существует более тесная зависимость, чем между видами разных ярусов. Норин делает вывод, что в формировании структуры растительного покрова лесотундры большую роль играет не только взаимодействие между особями и видами, но и взаимодействие между синузиями как целостными структурными системами.

---

[1] Продуктивность биогеоценозов Субарктики. Материалы симпозиума по изучению, рациональному использованию и охране воспроизводимых природных ресурсов Крайнего Севера. Свердловск. АН СССР, Уральский филиал, 1970, ротапринт, 246 стр.

Затем была заслушана серия докладов, посвященных различным аспектам изучения животного и растительного мира Крайнего Севера. Из их числа особый интерес вызвал доклад **О. В. Семенова-Тян-Шанского** (Лапландский заповедник, Мончегорск) «Ареал и движение численности дикого северного оленя в Мурманской области за 40 лет». В нем были освещены итоги многолетних исследований динамики численности северного оленя и вскрыты ее причины.

В коллективном докладе **М. С. Боч, В. И. Василевича** и **И. В. Игнатенко** (БИН, Ленинград) «Сопряженность растительности и почв по материалам исследований на западном Таймыре» были проиллюстрированы возможности статистического метода при изучении связей между растительностью и почвами в тундре.

Был также показан научно-популярный фильм «Озеро Таймыр», представленный Б. А. Тихомировым.

11 и 12 марта проходили заседания зоологической, ботанической и почвенно-микробиологической секций. Последние две секции проводили заседания совместно. На заседании зоологической секции были заслушаны доклады, посвященные структуре и динамике численности популяций животных тундры, анализу трофических связей, экологии и биологии ценных промысловых животных. Значительное число сообщений было представлено в демонстрационной форме.

11 марта была заслушана серия докладов по различным вопросам изучения растительного покрова тундры и лесотундры.

Особый интерес вызвал доклад **Б. А. Тихомирова** «Первые итоги биогеоценологических исследований на Таймыре». В нем подведены итоги работы крупного научного коллектива, осуществляющего весьма разносторонний комплекс исследований структуры и функций растительных сообществ и биогеоценозов как научной основы для разработки принципов и методов рационального использования природы Крайнего Севера. Так, например, на стационаре проводились работы по инвентаризации флоры и фауны, изучение микроклимата и мерзлоты, структуры почвенного покрова и процессов, происходящих в почве, исследования строения, динамики и продуктивности сообществ, экологии и биологии составляющих их жизненных форм, а также изучение фотосинтеза. Большое внимание уделялось изучению гетеротрофных организмов, входящих в состав биогеоценозов тундры, в том числе беспозвоночных животных и микробного населения почвы. Исследования проводятся на основе творческого содружества многих научно-исследовательских организаций СССР и специалистов различного профиля.

Доклад **П. Л. Горчаковского** (Уральский филиал АН СССР — УФАН, г. Свердловск) был посвящен характеристике природных условий и растительности района расположения тундрового стационара «Харп» («Северное сияние»). Докладчик рассказал об основных направлениях работ, проводимых на этом стационаре.

В докладах **В. Д. Александровой, В. Ф. Шамурина, И. В. Жуйковой, Н. В. Матвеевой** и других (БИН, Ленинград) были детально освещены особенности строения и сезонного развития сообществ тундры, проанализированы закономерности роста растений, распределения и накопления фитомассы.

Развитию и динамике лесных сообществ, факторам, определяющим устойчивость древесных растений в крайне неблагоприятных условиях среды, были посвящены два доклада (**В. В. Крючков**, Москва и **Л. А. Шавров**, Кировск).

Т. Фрей (Институт экологии и ботаники АН ЭССР, Тарту) прочел доклад на тему «О продукционной биологии в программе МБП», в котором излагались общие принципы изучения и моделирования сложных процессов, происходящих в растительном покрове.

Э. С. Терехин (БИН, Ленинград) сделал сообщение на тему «Биологический анализ паразитизма». Согласно взглядам автора, паразитизм следует рассматривать как сложное эволюционно-экологическое явление, которое нельзя сводить только к физиолого-метаболическим отношениям системы «паразит—хозяин».

На заседании были заслушаны также доклады **Н. В. Ловелиуса** (БИН, Ленинград) «Колебания прироста древесных растений на северном и верхнем пределах их распространения» и **М. Н. Аврамчика** (г. Хабаровск) «Опыт составления карты растительности Ямало-Ненецкого национального округа в масштабе 1 : 1 000 000».

Сравнительно небольшое количество докладов было посвящено почвам Крайнего Севера. Так, об итогах почвенных исследований на Таймырском стационаре доложил **В. В. Иванов** (Московский государственный университет), а **В. П. Фирсанова** (УФАН, Свердловск) ознакомила с постановкой и результатами почвенных и микробиологических исследований на стационаре «Харп». Особый интерес вызвала попытка выявить связь между типами почв и запасами фитомассы в надземных и подземных частях сообществ тундры. Исследования по этой теме были выполнены в Карской тундре И. В. Игнатенко и Ф. И. Хакимзяновой (Центральный музей почвоведения, Ленинград). Установлено, что запасы фитомассы сообществ тундры существенно варьируют в зависимости от эдафических условий формирования ценозов.

Последний день симпозиума был посвящен ознакомлению с сообщениями, представленными в виде демонстрационных материалов на стенде. Они касались различных вопросов экологии растений Арктики, строения и продуктивности образуемых ими сообществ.

На стендах были продемонстрированы материалы по динамике, цветению и плодоношению кустарничков (В. В. Барыкина, Институт географии, Москва; Г. В. Троценко, УФАН, Свердловск; И. П. Бреслина, Кандалакшский заповедник), по продуктивности некоторых ценозов лесотундры (Н. И. Андреяшкина, УФАН, Свердловск; Н. С. Котелина, Коми филиал АН СССР, Сыктывкар; А. А. Пермякова, Якутский филиал СО АН СССР, Якутск), динамике луговых сообществ (Е. С. Братенкова, Коми филиал АН СССР), а также по фотосинтезу (М. Г. Нифонтова, УФАН) и водному режиму растений (А. Т. Рахманина, БИН, Ленинград).

Кроме того, на стендах были представлены данные о структуре растительного покрова различных стационаров (П. Л. Горчаковский и Г. В. Троценко, УФАН; Е. Б. Павлова, Московский государственный университет, и др.).

Затем участники симпозиума приняли резолюцию, в которой имеется ряд рекомендаций по дальнейшему комплексному изучению биологических ресурсов Крайнего Севера.

IV симпозиум по проблемам Крайнего Севера ясно показал, что интерес к изучению и охране природных богатств этой территории увеличивается.[1] Многие важные экологические и биогеоценологические исследования проводятся в настоящее время в различных научно-исследовательских учреждениях страны. Все более используется биогеоценологический принцип при организации и осуществлении исследований растительного и животного мира Арктики.

Дальнейшее развитие комплексных исследований природных богатств Крайнего Севера на биогеоценологической основе является одной из важнейших задач нашего времени.

М. П. Ахминова.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 30 XII 1970).

УДК 58.796.51 : 551.481 (571.121)

БОТАНИЧЕСКАЯ ЭКСКУРСИЯ ПО БОЛОТАМ ЮЖНОГО ЯМАЛА

A. A. NITZENKO. A BOTANICAL TRIP THROUGH THE MIRES OF THE SOUTHERN PART OF YAMAL PENINSULA

Секция болотоведения Всесоюзного ботанического общества регулярно включает в планы своих работ конференции-экскурсии для ознакомления болотоведов с типами болот разных областей и зон СССР, для обмена мнений по вопросам их классификации, происхождения и развития и т. д. Первая из таких экскурсий состоялась в 1968 г. на болота средней и южной Карелии (см. Бот. журн. № 4, 1969 г.).

В 1970 г. была проведена вторая экскурсия — на болота южного Ямала и низовьев р. Оби. В этих краях представлены довольно разнообразные и специфические типы болот: северные варианты сфагново-пушицевых и сфагново-кустарничковых мелкозалежных торфяников, плоскобугристые комплексы с угнетенной лиственницей и без нее, долинные и пойменные травянистые и ивняковые болота северных типов и многие другие. Особый интерес представляют полигональные торфяники, встречающиеся здесь единично и находящиеся у крайних южных пределов своего распространения. Знакомство со всеми этими типами болот, их флорой и растительностью, с закономерностями их образования и развития безусловно представляет большой интерес для болотоведов, в особенности для тех, кто работает на юге и может ознакомиться с этими болотами только по литературе.

Экскурсия была организована подсекцией болотных биогеоценозов Совета по проблеме «Комплексное биогеоценологическое изучение живой природы» и секцией болотоведения ВБО и проведена с 3 по 10 VIII 1970 г. Помещение и транспорт для участников экскурсии были любезно предоставлены Уральским филиалом АН СССР на его базе в пос. Лабытнанги (близ Салехарда). Положение базы на берегах р. Оби, недалеко от горных отрогов Полярного Урала и вблизи зональной границы между лесотундрой и южной подзоной тундры, позволило участникам экскурсии познакомиться с весьма разнообразными ландшафтами, включая не только болота, но и различные типы равнинных тундр, пойменные леса и луга, а также группировки горных редколесий, кустарников и гольцовых тундр.

К сожалению, ограниченные возможности размещения экскурсантов и передвижения не позволили придать экскурсии такой размах, как хотелось бы. В ней участвовало всего 14 человек, в том числе ботаники Ленинграда (4 человека), Петрозаводска (5), Киева (2), Свердловска (2) и Литвы (1 человек).

Однако в значительной степени благодаря заботе и гостеприимству руководителей базы УФАН удалось осуществить ряд весьма интересных и плодотворных поездок в радиусе до 150 км от базы. В частности, экскурсанты посетили принадлежащий базе полевой стационар в равнинной тундре и познакомились с ведущимися там весьма интересными работами по ботанике, зоологии и биогеоценологии, а также с разнообразными типами тундр и болот в его окрестностях. Кроме того, экскурсанты совершили поездку протяженностью 120 км вниз по течению Оби на катере (любезно предоставленном руководством базы) и познакомились с бугристыми болотами и пойменными лесами в этом районе. Были предприняты также выезды в горы Полярного Урала с подъемом на вершину «Красный Камень», на болота в окрестностях Салехарда и несколько пеших экскурсий на болота вблизи пос. Лабытнанги. Все эти поездки дали их участникам много нового и вызвали большой интерес. Тут же в поле обычно возникал оживленный обмен мнениями, а нередко и дискуссии о причинах и механизмах образования различных типов болот и торфяников. Были проведены бурения, а в некоторых точках отобраны образцы торфа для ботанического и пыльцевого анализа. Можно надеяться, что исследование этих образцов поможет разъяснить некоторые спорные вопросы.

---

[1] Труды III симпозиума по проблемам Севера опубликованы в виде сборника «Биологические основы использования природы Севера». Коми книжное издательство, Сыктывкар, 1970.

В целом экскурсия прошла весьма удачно. Сейчас, после второй экскурсии, можно не сомневаться, что подобные мероприятия приносят большую пользу. Они способствуют контактам между болотоведами, расширению кругозора и обогащению конкретными знаниями о флоре и растительности. Поэтому в настоящее время секция болотоведения ВБО уже предпринимает шаги для организации третьей конференции-экскурсии, ориентировочно намеченной на вторую половину лета 1971 года.

А. А. Ниценко.

Ленинградский государственный
университет.

(Получено 23 X 1970).

УДК 502.72 (470.32)

НОВЫЕ УЧАСТКИ ЦЕНТРАЛЬНО-ЧЕРНОЗЕМНОГО ЗАПОВЕДНИКА им. ПРОФ. В. В. АЛЕХИНА

A. M. KRASNITZKY. NEW AREAS INCORPORATED INTO THE ALIOKHIN NATURE RESERVE OF THE CENTRAL-CHERNOZEM ZONE

Одной из предпосылок при разработке научных основ рационального использования природных ресурсов является организация сети заповедников с охватом основных типов ландшафтов и регионов. Заповедники служат эталонами типичных природных комплексов, сравнение которых с агрокультурными территориями позволяет определить пути повышения продуктивности последних. Особенно необходима организация заповедников в густонаселенных районах с интенсивным хозяйством, к числу которых относится Центрально-черноземная лесостепь европейской части СССР. Здесь остались лишь клочки естественных комплексов, сильно видоизмененных хозяйственной деятельностью человека. Такие участки представлены территориями, занятыми оврагами, балками и лесами, т. е. угодьями, не пригодными для сельскохозяйственного использования. В Центральном Черноземье имеется много памятников природы, но их состояние вызывает тревогу научной общественности. Только на территории Воронежской, Курской и Белгородской областей насчитывается 27 ботанических объектов (Белоусова, Денисова, 1967), охрана которых должна быть значительно улучшена. Некоторые из них уже сейчас уничтожены окончательно или находятся на грани окончательного исчезновения. Так, например, можно считать уничтоженным единственное местообитание березки приземистой *Betula humilis* Schrank var. *cretacea* Litv. в урочище «Сурчины» Курской области, широко известное ботаникам (см. Виноградов и др., 1960). В знаменитом Бекарюковском бору (единственное крупное, площадью 8 га, насаждение *Pinus cretacea* Kalen.) Белгородское управление лесного хозяйства произвело террасирование меловых склонов и ввело под полог меловой сосны сосну крымскую *Pinus pallasiana* Lamb. Это нарушило генотипический состав популяции и создало угрозу исчезновения встречающихся под пологом леса реликтов — *Epipactis atrorubens* Schult., *Daphne sophiae* Kalen. и др.

Регулярные обследования ботанических памятников Курской и Белгородской областей, начиная с 1953 года, показали,[1] что объявление этих участков заказниками местного назначения не эффективно, а их флора и растительность находятся в очень плохом состоянии. Это указывает на необходимость иных мер охраны.

---

[1] В обследованиях принимали участие сотрудники Центрально-Черноземного заповедника С. С. Левицкий, Ф. И. Хакимзянова, А. М. Краснитский, сотрудник Института морфологии животных АН СССР К. В. Арнольди, представитель Курского отделения Общества охраны природы, сотрудник отдела природы Курского областного музея А. М. Кузьменко, заведующий кафедрой ботаники Курского пединститута М. И. Падеревская и др.

Целесообразность организации заповедников на базе памятников природы Центрально-Черноземных областей обсуждалась в печати уже неоднократно (Козо-Полянский, Лащевская, 1924; Лавренко, Гептнер и др., 1958, и др.). Поэтому разработка мероприятий по эффективной охране этих памятников была включена в план работы Курского отделения Общества охраны природы. Материалы обследования ботанических памятников выявили целесообразность полного заповедования наиболее крупных (по площади) и ценных в научном отношении объектов на территории двух областей: Курской (участки: Букреевы Бармы и Баркаловка) и Белгородской (Бекарюковский бор). Эти предложения были поддержаны Всесоюзным ботаническим обществом, Институтом географии АН СССР, Московским обществом испытателей природы.

На основании всех этих материалов Исполком Курского областного Совета депутатов трудящихся принял решение о передаче земель колхозов и гослесфонда в упомянутых урочищах Центрально-Черноземному заповеднику им. В. В. Алехина, а Совет Министров РСФСР своим распоряжением № 187-р от 30 января 1969 года утвердил эту передачу. Таким образом, решился вопрос об организации двух новых заповедных участков в составе Центрально-Черноземного заповедника.

Ходатайство об организации нового заповедного участка на базе Бекарюковского бора не было удовлетворено, так как оно встретило противодействие Белгородского областного управления лесного хозяйства и Министерства лесного хозяйства РСФСР.

Приведем краткую характеристику новых участков заповедника. Участок Букреевы Бармы расположен на территории Тимского района Курской области у с. Большие Бутырки и в свою очередь состоит из двух разобщенных урочищ. Первое урочище охватывает дубовые леса Букреево и Борки, связанные лощиной, выходящей к речке Репецкая Плота, второе урочище — Покосьево — каньонообразный лог, лишь отчасти покрытый древесной порослью. Расстояние между участками достигает до 1.5 км. Общая площадь обоих урочищ 232 га, из них 207.2 га покрыто лесом.

Участок Букреевы Бармы широко известен (см. Виноградов и др., 1960)[1] благодаря интересным растительным сообществам, известным под названием «сниженные альпы». Здесь встречаются такие реликтовые и редкие виды, как *Dendranthema zawadskii* Tzvel., *Thymus cretaceus* Klok. et Schost., *Crambe tatarica* Sebeók, *Helictotrichon desertorum* Pilger, *Polygala cretacea* Kotov, *Campanula sibirica* L. и ряд других. Это интереснейшее местонахождение реликтовых растений было обнаружено Г. Э. Гроссетом (1927). В дубравах по склонам помимо дуба черешчатого *Quercus robur* L. распространены *Acer platanoides* L., *A. campestre* L., *Tilia cordata* Mill., *Malus silvestris* Mill., *Sorbus aucuparia* L., в подлеске — *Corylus avellana* L., *Euonymus verrucosa* Scop., *E. europaea* L., *Viburnum opulus* L. В травяном покрове дубрав преобладают *Aegopodium podagraria* L., *Asarum europaeum* L., *Convallaria majalis* L., *Scilla sibirica* Andrews. По опушкам встречаются заросли степных кустарников: *Amygdalus nana* L., *Prunus spinosa* L., *Rosa* sp., *Cerasus fruticosa* Woronow и др. В дубовых рощах много остепненных прогалин и полян. Эти поляны использовались под различные культуры, большинство которых не удались. В урочище Покосьево безлесные склоны были террасированы для посадки дуба, который также почти сплошь выпал. В целом лесная растительность находится в настоящее время под сильным влиянием антропогенного и зоогенного факторов. На долю лесов приходится всего 42% всей площади, а средний запас древесины едва достигает 5.5 м^3/га.

Участок Баркаловка расположен на территории Среднеопочинского сельсовета Горшеченского района Курской области. Он состоит из двух отделенных друг от друга урочищ общей площадью 365 га. Первое — собственно урочище Баркаловка представлено рядом останцов — бугров, сложенных мелом; оно находится рядом с деревней Баркаловка и имеет площадь 38 га. Северное подножье бугров выходит к р. Опочка, которая является границей заповедника. На меловых буграх широко распространено реликтовое растение *Daphne julia* K.-Pol. (Овсянникова, 1911). В Баркаловке отмечены также куртинки *Thymus cretaceus* Klok. et Schost., *Centaurea sumensis* Kalen., *Schiverechia podolica* Andrz. и др. Весной склоны бугров розовеют от цветков волчеягодника, а воздух наполняется их ароматом. В летнюю пору хорошо выражен аспект *Salvia nutans* L.

Растительный покров этого урочища находится в стадии глубокой пастбищной дигрессии, а местами на склонах имеются очаги эрозионных процессов. Второе урочище этого участка — верховье лога Городного, в отвершках которого расположены небольшие рощи и довольно крупный лесной массив Городное,[2] поднимающийся на плакор. Этот лес представляет собой довольно хорошо сохранившуюся дубраву сложного типа, в которой, помимо дуба, встречаются *Fraxinus excelsior* L., *Ulmus* sp., *Populus tremula* L., *Tilia cordata* Mill. В подлеске *Corylus avellana* L., *Euonymus verrucosa* Scop., *E. europaea* L., *Acer campestre* L., *Sorbus aucuparia* L., в напочвенном покрове *Aegopodium podagraria* L., *Asarum europaeum* L. и другие дубравные элементы. Запас древесины довольно высокий, он достигает 120 м^3/га. На Баркаловском участке (вместе с урочищем Городное) лесная растительность занимает площадь 319 га, что составляет 74% территории участка.

---

[1] Участкам Букреевы Бармы и Баркаловка посвящена обширная ботанико-географическая литература, которая полностью приведена в указанной работе.

[2] В литературных источниках лес и лог участка именуются Подгородным.

В логу Городном также местами распространена *Daphne julia* K.-Pol.

Новые участки приняты Центрально-Черноземным заповедником в мае 1969 года и с первых же дней организована их охрана. В местной печати опубликованы сообщения о научном значении этих участков и необходимости их сбережения.

С 1970 года заповедник приступил к работам по инвентаризации флоры и фауны новых участков, планируются стационарные наблюдения по программе «Летопись природы». Первоочередной задачей в Букреевых Бармах и Баркаловке является точная фиксация состояния природных комплексов и особенно растительности после длительного хозяйственного использования, а затем организация наблюдений за процессами их изменения и восстановления при заповедном режиме. Необходимы также наблюдения с целью уточнения режима в заповедных участках, обеспечивающих сохранение ряда реликтовых растений.

Центрально-Черноземный заповедник приглашает заинтересованные научно-исследовательские учреждения принять участие в исследованиях на новых участках.

Литература

Белоусова Л. С., Л. В. Денисова. (1967). Ботанические заказники. Примечательные природные ландшафты СССР и их охрана. — Виноградов Н. П., С. В. Голицын, Л. В. Денисова. (1960). Ботанические памятники природы Центрально-Черноземных областей. Охрана природы и заповедное дело в СССР. Бюлл. 5. — Гроссет Г. Э. (1927). Новые данные о *Daphne sophia*, *D. julia*. Тр. н.-и. инст. при Воронежск. унив. — Козо-Полянский Б. М., В. И. Лащевская. (1924). К проекту организации первого заповедника реликтовой альпийской растительности ЦЧО. В кн.: Народное хозяйство ЦЧО, 1. — Лавренко Е. М., В. Г. Гептнер, С. В. Кириков, А. Н. Формозов. (1958). Перспективный план географической сети заповедников СССР. Охрана природы и заповедное дело в СССР, Бюлл. 3. — Овсянникова Ю. Т. (1911). О распространении *Daphne cneorum*. Тр. Бот. сада Юрьевск. унив., 12, 4.

А. М. Краснитский.

Центрально-Черноземный
государственный заповедник,
п/о Заповедное.

(Получено 26 XII 1969).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 333.1141 (47) 58 (208)

УСТАВ ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

REGULATIONS OF THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U. S. S. R.

I. Общие положения, цели и задачи Общества

§ 1

Всесоюзное ботаническое общество является добровольной научно-общественной организацией граждан СССР, ведущих теоретическую работу в области ботаники, направленную на развитие передовой советской науки, на рациональное использование и сохранение растительных ресурсов страны, обогащение ее флоры и растительности в интересах повышения благосостояния народов и развития народного хозяйства СССР.

Общество состоит при Отделении общей биологии Академии наук СССР.

Общее руководство деятельностью Всесоюзного ботанического общества осуществляет Отделение общей биологии АН СССР, которое в этих целях:

а) знакомится со всей деятельностью Общества и всех его организаций, заслушивает на заседаниях Бюро Отделения отчетные доклады Президиума Совета Общества;

б) способствует установлению научных связей Общества с другими научными обществами и учреждениями, а также обществами зарубежных стран;

в) дает Обществу обязательные для него указания;

г) оказывает Обществу содействие в его работе.

§ 2

Основные цели и задачи Общества

а) активное участие в развитии всех разделов ботанической науки; широкое привлечение ученых и практиков, работающих в области ботанической науки, к разрешению теоретических и практических задач в изучении и использовании растительных ресурсов СССР;

б) содействие всестороннему изучению растительного покрова территории СССР как важнейшей производительной силы народного хозяйства СССР;

в) содействие охране и обогащению растительных богатств СССР;

г) организация содружества науки и производства в области ботаники;

д) распространение ботанических знаний среди широких масс населения страны;

е) содействие преподаванию ботанических дисциплин в средней школе, специальных средних и высших учебных заведениях;

ж) содействие работам советских ботаников по изучению растительного мира зарубежных стран в целях обмена научной информацией;

з) содействие координации научно-исследовательских работ в области ботаники, проводимых различными учреждениями и ведомствами.

§ 3

В целях осуществления поставленных задач Общество:

а) организует отделения по согласованию с местными руководящими органами; создает постоянные и временные секции, комиссии и группы для разработки отдельных разделов и проблем ботаники и содействия работе культурно-просветительных и хозяйственных учреждений страны;

б) содействует организации в установленном порядке ботанических станций, стационаров, лабораторий, музеев, библиотек и т. п.;

в) проводит научные и организационные собрания, конференции, совещания и симпозиумы, а также лекции, доклады, консультации, научно-просветительные экскурсии, организует выставки и т. д.;

г) снаряжает и проводит экспедиции и экскурсии для ботанических исследований по поручениям и указаниям Правительства и Президиума Академии наук СССР;

д) оказывает содействие членам Общества в повышении их квалификации, организации их исследований, реализации результатов их научных работ (издание трудов, внедрение в практику и т. д.), а также в установлении приоритета советских ученых в научных открытиях;

е) выпускает в установленном порядке издания Общества;

ж) осуществляет научные связи и обмен научной литературой с научными обществами и другими учреждениями СССР и в установленном порядке с зарубежными обществами, учреждениями и лицами;

з) принимает участие в международных научных союзах, обществах, объединениях, конгрессах. Вносит в установленном порядке предложения в Академию наук СССР, министерства и ведомства о составе советских делегаций на международные конгрессы, конференции, симпозиумы и т. д.

II. Состав Общества, права и обязанности его членов

§ 4

Всесоюзное ботаническое общество состоит из действительных членов, членов-коллективов, а также почетных членов.

Действительными членами Всесоюзного ботанического общества могут быть граждане СССР, ведущие исследовательскую, педагогическую или практическую работу в области ботаники и смежных наук.

Лица, желающие вступить в действительные члены Общества, подают письменное заявление в Президиум Совета Общества или в отделение Общества. К заявлению прилагаются учетная карточка и рекомендации двух членов Общества.

Прием в действительные члены Общества производится открытым голосованием простым большинством голосов присутствующих членов Президиума Совета Общества или на общем собрании Отделения с последующим утверждением Президиумом Совета Общества.

Действительные члены Общества платят вступительный взнос и ежегодные членские взносы, размеры которых устанавливаются Советом Общества.

Действительным членам Общества выдается членский билет и нагрудный значок установленного образца.

§ 5

Действительные члены Общества имеют право:

а) избирать и быть избранными во все органы Общества;

б) принимать участие, с правом решающего голоса, во всех собраниях, конференциях, совещаниях. Участвовать в качестве делегатов в работе съезда Общества;

в) пользоваться библиотеками, архивами, лабораториями Общества;

г) преимущественного печатания своих трудов в изданиях Общества;

д) обращаться к Обществу за научными консультациями по специальности, за содействием в применении на практике результатов своих научных работ, изобретений и рационализаторских предложений.

§ 6

Действительные члены Общества обязаны:

а) состоять на учете в центральной организации или в одном из отделений Общества;

б) выполнять поручения и указания руководящих органов Общества;

в) активно участвовать в развитии ботаники и всемерно содействовать внедрению результатов исследований в практику;

г) активно участвовать в мероприятиях, проводимых Обществом;

д) своевременно платить членские взносы.

§ 7

Членами-коллективами Всесоюзного ботанического общества могут быть научно-исследовательские институты, вузы, техникумы, министерства, заповедники, предприятия и другие государственные, хозяйственные и общественные организации, содействующие развитию деятельности Общества и уплачивающие установленные членские взносы. Прием коллективов в члены Общества производится Советом отделения или Президиумом Совета Общества.

§ 8

Член-коллектив осуществляет связь с Обществом через своего представителя. Представитель члена-коллектива пользуется всеми правами действительного члена Общества.

Члены-коллективы платят вступительный взнос в размере 50 рублей и ежегодно членские взносы от 100 рублей и более (по согласованию с администрацией организации, являющейся членом-коллективом).

Член-коллектив имеет право посылать на съезд Общества делегата с правом решающего голоса.

§ 9

Почетными членами Общества могут быть избраны как советские, так и зарубежные ученые, известные выдающимися заслугами в области ботаники.

§ 10

Почетные члены Общества избираются на съезде Общества по представлению Совета Общества открытым голосованием простым большинством голосов.

Почетным членам вручается диплом об избрании.

§ 11

Почетные члены Общества пользуются всеми правами действительных членов Общества.

Почетные члены освобождаются от уплаты членских взносов.

§ 12

Выбытие из состава членов Общества по личному желанию вступает в силу с момента подачи письменного заявления и не нуждается ни в чьем утверждении.

Члены Всесоюзного ботанического общества могут быть исключены из состава Общества постановлением Совета Общества или его отделений, принятым не менее чем двумя третями голосов присутствовавших на собрании, в случае:

а) совершения поступков, не совместимых с пребыванием в Обществе;

б) долговременной (более трех лет) неуплаты без уважительных причин вступительных или членских взносов.

Решение об исключении может быть обжаловано съезду Общества. Решение съезда Общества является окончательным.

III. Органы управления Общества

§ 13

Органами управления Общества являются:

а) съезд,
б) Совет,
в) Президиум Совета.

Местопребыванием Совета Общества, Президиума Совета Общества, Ревизионной комиссии и редакции «Ботанического журнала» является г. Ленинград.

§ 14

Съезд Общества является высшим руководящим органом Общества. Съезд Общества:

а) обсуждает и утверждает основные задачи и общий план деятельности Общества, доклады и отчеты Совета, Ревизионной комиссии и других органов Общества о деятельности Общества и его отделений, а также обсуждает научные доклады и сообщения;

б) избирает тайным голосованием президента, Совет Общества и Ревизионную комиссию Общества;

численный состав Совета Общества и Ревизионной комиссии определяется съездом Общества;

в) избирает почетного президента и почетных членов Общества;

г) рассматривает изменения и дополнения к действующему Уставу Общества;

д) разрешает другие вопросы, входящие в круг деятельности Общества;

е) решает в установленном порядке вопрос о ликвидации Общества.

§ 15

Съезд Общества созывается не реже одного раза в пять лет.

Делегаты съезда Общества избираются открытым голосованием на общих собраниях отделений Общества согласно норме представительства, устанавливаемой в каждом случае Президиумом Совета Общества.

Дата созыва съезда, место, порядок и программа его заседания устанавливаются Советом Общества и утверждаются Отделением общей биологии АН СССР по согласованию с Президиумом АН СССР.

§ 16

Решения съезда принимаются открытым голосованием простым большинством голосов, за исключением решений о ликвидации Общества и об изменениях в Уставе Общества, для чего требуется не менее двух третей голосов списочного состава делегатов съезда.

Устав Общества, его изменения и дополнения утверждаются Президиумом АН СССР.

§ 17

Совет Общества является руководящим органом Общества в период между заседаниями съезда Общества.

Совет Общества открытым голосованием простым большинством голосов избирает из своего состава четырех вице-президентов, ученого секретаря, а также членов Президиума Совета Общества.

Совет собирается по мере надобности, но не реже одного раза в шесть месяцев.

Совет Общества:

а) руководит всей деятельностью Общества и его отделений;

б) организует и ликвидирует отделения Общества, секции, комиссии и группы;

в) утверждает состав руководящих органов, избранных отделениями Общества;

г) от имени Общества выдвигает работы на соискание Ленинских и Государственных премий, а также золотых медалей и премий Академии наук СССР имени выдающихся ученых;

д) решает вопросы, относящиеся к компетенции съезда Общества, с последующим утверждением на съезде.

§ 18

Исполнительным органом Совета является Президиум Совета Общества, который состоит из президента, вице-президентов, ученого секретаря и членов Президиума. Численный состав Президиума определяется Советом Общества.

§ 19

Президиум Совета Общества:

а) осуществляет решения съезда и Совета Общества;

б) повседневно руководит научной, издательской, организационной и финансово-хозяйственной деятельностью Общества и его отделений;

в) избирает редакционную коллегию периодического печатного органа Общества «Ботанический журнал» с последующим утверждением Отделением общей биологии и Президиумом АН СССР, а также редакторов и редакционные коллегии других изданий Общества;

г) представляет съезду Общества кандидатуры для избрания почетными членами Общества;

д) осуществляет контроль за сохранением и рациональным использованием имущества Общества; санкционирует и утверждает представления ученого секретаря о найме и увольнении штатных сотрудников Совета Общества, утверждает обязательства и договоры, заключенные от имени Общества.

е) утверждает структуру, штаты и должностные оклады штатных работников всех организаций Всесоюзного ботанического общества в пределах плана по труду, установленного для Общества, кроме штатов и должностных окладов членов Президиума Совета Общества, которые утверждает президент Академии наук СССР.

§ 20

Ученый секретарь руководит непосредственно всей текущей и административной работой Общества, является непосредственным начальником штатных работников Совета Общества и распорядителем кредитов. Ученый секретарь имеет право издавать приказы по Обществу.

Ученый секретарь осуществляет свою работу по директивам и под контролем Президиума Совета Общества и периодически отчитывается перед ним.

IV. Отделения Общества, филиалы, секции, комиссии и группы

§ 21

Отделения организуются по территориальному признаку согласно заявлению инициативной группы, включающей в себя не менее 10 действительных членов Общества. Решение инициативной группы об организации Отделения утверждается Президиумом Совета Общества.

Отделения Общества действуют на основании настоящего Устава под руководством Совета Общества и контролируются им. Свою деятельность отделения Общества координируют с соответствующими академиями наук союзных республик и филиалами Академии наук СССР.

Примечание. 1. Отделения Общества в союзных республиках могут иметь статус республиканского ботанического общества. В этом случае им предоставляется право иметь особый устав, который утверждается Советом Всесоюзного ботанического общества. 2. В г. Ленинграде функции Ленинградского отделения (Центральная организация) возлагаются на Президиум Совета Общества.

§ 22

Общее собрание Отделения является руководящим органом Отделения.

Общее собрание Отделения:

а) обсуждает и утверждает основные задачи, план работы Отделения; доклады о деятельности Отделения, его филиалов, секций, комиссий и групп;

б) обсуждает научные доклады и сообщения;

в) избирает Совет Отделения.

§ 23

Общее собрание Отделения созывается не реже одного раза в 2 года.

Даты созыва Общего собрания, место созыва, порядок и программа заседаний устанавливаются Советом Отделения.

Решения Общего собрания принимаются простым большинством голосов присутствующих членов Общества, кроме вопросов, предусмотренных в § 24 и § 28.

§ 24

Совет Отделения является руководящим органом Отделения в период между заседаниями Общего собрания.

Численный состав Совета Отделения определяется Общим собранием.

Выборы членов Совета Отделения производятся тайным голосованием на Общем собрании Отделения. Избранными считаются лица, получившие большинство голосов присутствующих на данном Общем собрании.

§ 25

Совет Отделения:

а) руководит всей деятельностью Отделения, его секций, комиссий и групп;

б) утверждает перспективные годовые планы работ Отделения;

в) организует и ликвидирует комиссии, секции и группы Отделения;

г) утверждает состав руководящих органов, избранных в комиссиях, секциях и группах;

д) представляет на утверждение Президиуму Совета Общества состав редакционных коллегий и планы изданий Отделения, а также финансовые отчеты и сметы Отделения;

е) решает вопросы, относящиеся к компетенции Общего собрания Отделения, если эти вопросы не могут быть отложены до созыва Общего собрания, с последующим утверждением Общим собранием Отделения.

§ 26

Президиум Совета Отделения является исполнительным органом Совета Отделения. Он состоит из председателя, его заместителя, членов Президиума, казначея и ученого секретаря, избираемых открытым голосованием из числа членов Совета на заседании Совета Отделения.

Председатель Совета Отделения утверждается Советом Общества.

§ 27

Президиум Совета Отделения Общества:

а) осуществляет решения Совета Отделения;

б) руководит научной, организационной и издательской деятельностью Отделения;

в) составляет планы работ Отделения, сметы, общие и финансовые отчеты о деятельности Отделения и представляет на рассмотрение Совета Отделения;

г) осуществляет контроль за сохранением и рациональным использованием имущества Отделения, санкционирует и утверждает представления ученого секретаря о найме и увольнении штатных сотрудников. Утверждает обязательства и договоры на аренду помещения, заключенные от имени Отделения;

д) подготавливает предложения и проекты, способствующие совершенствованию и расширению деятельности Отделения. Они представляются на утверждение Совету Отделения, а также Общему собранию Отделения и Совету Общества.

§ 28

Для проверки деятельности Отделений избирается ревизионная комиссия в составе председателя и членов комиссии, число которых определяется Общим собранием Отделения.

Порядок выборов сохраняется такой же, как при выборах Совета Отделения (§ 24).

§ 29

Для оперативного руководства работой секции, комиссии и группы на их заседании открытым голосованием простым большинством голосов присутствующих избирается бюро в составе: председателя, заместителя председателя, секретаря и членов бюро. Численный состав бюро устанавливается комиссией, секцией или группой.

Состав бюро утверждается Советом Отделения Общества и регистрируется Президиумом Совета Общества.

V. Юридические основания, средства Общества и порядок ликвидации

§ 30

Общество и его отделения пользуются правами юридического лица, со всеми вытекающими отсюда последствиями, предусмотренными действующим законодательством, в том числе правом владения, приобретения и отчуждения всякого рода имущества, правом получения и расходования средств, предусмотренных Уставом, правом открытия и закрытия текущих и иных счетов, правом иска, правом назначения распорядителя кредитов, правом найма и увольнения штатных сотрудников и т. д.

Общество и его отделения имеют круглую печать и штамп с обозначением своего наименования.

§ 31

Средства Общества и его отделений состоят из:

а) вступительных взносов и ежегодных членских взносов;
б) доходов от издательской деятельности;
в) доходов от мероприятий, проводимых Обществом;
г) дотаций Академии наук СССР, академий наук союзных республик и других учреждений;
г) прочих поступлений.

§ 32

Приходно-расходные сметы отделений утверждаются Президиумом Совета Общества, в этих сметах предусматриваются отчисления Совету Общества, необходимые для содержания аппарата Общества и проведения специальных мероприятий, связанных с деятельностью Общества. Размер указанных отчислений на каждый год определяется, исходя из сметы доходов и расходов Совета Общества и его отделений.

§ 33

Ликвидация Общества может быть осуществлена по указанию правительства, Президиума Академии наук СССР и съезда Общества, принятому тайным голосованием 2/3 голосов списочного состава делегатов съезда.

В случае ликвидации Общества имущество и денежные средства передаются Отделению общей биологии АН СССР.

При ликвидации Отделения Общества материальные ценности и денежные средства передаются в распоряжение Совета Общества.

Настоящий Устав принят IV съездом Всесоюзного ботанического общества в Тбилиси 9 октября 1969 г. и утвержден Президиумом Академии наук СССР 31 декабря 1970 г.

Vol. LVI *No. 5*

May 1971

BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U. S. S. R.

CONTENTS

Page

I. J. Liepa. The system approach and mathematical modelling in biogeocoenology. (2 textfigures) 577
M. A. Plisko. An electronmicroscopic investigation of the characteristic features of megagametogenesis in *Calendula officinalis* L. (6 textfigures, 4 plates) 582
E. P. Zhogoleva. Nodal anatomy in two species of high-mountain cushion-like sainfoins, *Onobrychis echidna* Lipsky and *O. cornuta* (L.) Desv. (Leguminosae). (4 textfigures) 599
A. P. Steshenko. Characteristic features of shoot growth and branching in the grass *Aristida karelinii* (Trin. et Rupr.) Roshev. (3 textfigures) 608
I. V. Borisova and T. A. Popova. Age phases of bunch formation in steppe grasses. (1 textfigure) 619
A. V. Knorre, N. V. Lovelius and B. N. Norin. Variations of the increment of *Larix dahurica* Turcz. in the forest islet Ary-Mas (Taimyr Peninsula). (1 textfigure) 627
Ju. S. Smirnov, Al. A. Fedorov and M. J. Shkoljnik. Teratisms in plants induced by high doses of growth stimulators and herbicides; biochemical mechanisms of the induction of these teratisms. (6 textfigures) 633

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH 647

V. F. Lobanova. A comparison of certain methods of estimating the abundance and the frequency of plant species in meadow communities. (1 textfigure) 647

REPORTS 652

G. P. Yakovlev. A contribution to the revision of the genus *Ormosia* Jacks. I. The genera *Ruddia* Yakovl. and *Fedorovia* Yakovl. (*Leguminosae*). (652). — **E. C. Gabrielian.** A new species of the genus *Sorbus* L. from Himalayas. (2 textfigures). (658). — **I. V. Cheshmejiyev.** A contribution to the cytotaxonomy of certain species of *Allium* L. (2 textfigures). (662). — **T. Pócs.** An investigation of the mountain bryoflora of the Hashang Province (Democratic Republic Vietnam). *Hepaticae*. (4 textfigures). (670). — **V. V. Petrovsky.** Floristic finds in the Wrangel Island. (677). — **V. V. Bochantzeva.** Chromosome numbers of certain *Ranunculaceae* of the Leningrad Region. (684). — **V. A. Tychinin.** Rare and new species of lichens indigenous to the Udmurtian A. S. S. R. (685). — **P. L. Ljvov.** Regional specific features of sparse oak (*Quercus macranthera* Fisch. et Mey.) woods in Daghestan. (686). — **V. G. Tanfiliyev.** Virgin steppes of the Stavropol Territory. (1 textfigure). (692). — **V. M. Shvetzova.** The dependence of the photosynthesis of some Western Taimyr plants on the intensity of light. (1 textfigure). (701). — **T. I. Ivanova.** The effect of 2,4-dinitrophenole on the respiration of plant mitochondria at different temperatures. (4 textfigures). (706). — **V. P. Bedenko, L. F. Belosliudova, L. I. Kiseliova and R. I. Shokova.** A contribution to the ecologo-physiological characterization of certain mountain plants. (4 textfigures). (711). — **A. I. Spivak.** Distribution of ^{14}C in the products of photosynthesis in certain steppe plants of Transbaikalia. (4 textfigures). (722). — **B. T. Muhamadiyev, O. V. Zalensky and K. V. Kvitko.** Mutants of *Chlorella* resistant to the inhibitors of photophosphorylation. (727).

REVIEWS 730

V. I. Vasilevich (a review). Topology of steppe geosystems. 1970. (730). — **D. V. Lebedev** (a review). *O. T. Solbrig, Th. W. J. Gadella*, eds. Biosystematic Literature. Contributions to a biosystematic literature index [1945—1964], 1970. (732). —**G. P. Yakovlev** (a review). *Peter Tétényi.* Intraspecific chemical taxa of medicinal plants. 1970. (734).

OBITUARIES 736

M. S. Botch, V. I. Vasilevich and **V. S. Ipatov.** Andrey Alexandrovich Nitzenko (1910—1970). (736).

CHRONICLE 738

L. N. Novichkova-Ivanova. IBP works at the Sand-Desert Research Station (Repetek Nature Reserve South-Estern Karakumy). (738). —**M. P. Akhminova.** IVth Symposium devoted to the problems of the extreme north. (744). — **A. A. Nitzenko**. A botanical trip through the mires of the southern part of Yamal Peninsula. (747). — **A. M. Krasnitzky.** New areas incorporated into the Aliokhin Nature Reserve of the Central-Chernozem Zone. (748).

AT THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U. S. S. R. 751

Regulations of the Botanical Society of the U. S. S. R. (751).

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

И. Я. Лиепа. Системный подход и математическое моделирование в биогеоценологии. (С 2 рис.) 577

М. А. Плиско. Электронномикроскопическое исследование особенностей мегагаметогенеза у *Calendula officinalis* L. (С 6 рис. и 4 табл. рис.) 582

Е. П. Жоголева. Анатомия узла у двух видов высокогорных подушковидных эспарцетов — *Onobrychis echidna* Lipsky и *O. cornuta* (L.) Desv. (С 4 рис.) 599

А. П. Стешенко. Особенности роста и ветвления побегов у злака *Aristida karelinii* (Trin. et Rupr.) Roshev. (С 3 рис.) 608

И. В. Борисова и Т. А. Попова. Возрастные этапы формирования дерновины степных злаков. (С 1 рис.) 619

А. В. Кнорре, Н. В. Ловелиус, Б. Н. Норин. Колебания прироста *Larix dahurica* Turcz. в лесном острове Ары-мас (Таймыр). (С 1 рис.) 627

Ю. С. Смирнов, Ал. А. Федоров и М. Я. Школьник. Тератологические изменения у растений, вызванные большими дозами стимуляторов роста и гербицидов, и их биохимические механизмы. (С 6 рис.) 633

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 647

В. Ф. Лобанова. Сравнение некоторых методов учета обилия и встречаемости видов растений в луговых сообществах. (С 1 рис.) 647

СООБЩЕНИЯ 652

Г. П. Яковлев. К ревизии рода *Ormosia* Jacks. I. Роды *Ruddia* Yakovl. и *Fedorovia* Yakovl. (*Leguminosae*). (652). — **Э. Ц. Габриэлян.** Новый вид рода *Sorbus* L. из Гималаев. (658). — **И. В. Чешмеджиев.** К цитосистематике некоторых видов рода *Allium* L. (С 2 рис.). (662). — **Т. Поч.** Исследование горной бриофлоры провинции Хажанг (ДРВ). *Hepaticae.* (С 4 рис.). (670). — **В. В. Петровский.** Флористические находки на острове Врангеля. (677). — **В. В. Бочанцева.** Хромосомные числа некоторых лютиковых Ленинградской области. (684). — **В. А. Тычинин.** Редкие и новые виды лишайников Удмуртии. (685). — **П. Л. Львов.** Региональные особенности редколесий дуба *Quercus macranthera* Fisch. et Mey. в Дагестане. (686). — **В. Г. Танфильев.** Целинные степи Ставропольского края. (С 1 рис.). (692). — **В. М. Швецова.** Зависимость фотосинтеза некоторых растений Западного Таймыра от интенсивности освещения. (С 1 рис.). (701). — **Т. И. Иванова.** Влияние 2,4-динитрофенола на дыхание растительных митохондрий при различной температуре. (С 4 рис.). (706). — **В. П. Беденко, Л. Ф. Белослюдова, Л. И. Киселева, Р. И. Шокова.** К эколого-физиологической характеристике некоторых горных растений. (С 4 рис.). (711). — **А. И. Спивак.** Распределение C^{14} в продуктах фотосинтеза у некоторых степных растений Забайкалья. (С 4 рис.). (722). — **Б. Т. Мухамадиев, О. В. Заленский, К. В. Квитко.** Мутанты хлореллы, устойчивые к ингибиторам фотофосфорилирования. (727).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 730

В. И. Василевич. Топология степных геосистем. 1970. (730). — **Д. В. Лебедев.** *О. Солбриг, Т. Гаделла.* Биосистематическая литература. Материалы к указателю литературы по биосистематике [1945—1964], 1970. (732). — **Г. П. Яковлев.** *П. Тетени.* Внутривидовые химические таксоны медицинских растений, 1970. (734).

ПОТЕРИ НАУКИ 736

М. С. Боч, В. И. Василевич и **В. С. Ипатов.** Андрей Александрович Ниценко. (1910—1970). (736).

ХРОНИКА 738

Л. Н. Новичкова-Иванова. Работы по Международной биологической программе на песчано-пустынном стационаре в юго-восточных Каракумах (Репетекский заповедник). (738). — **М. П. Ахминова.** IV симпозиум по проблемам Крайнего Севера. (744). — **А. А. Ниценко**. Ботаническая экскурсия по болотам южного Ямала. (747). — **А. М. Краснитский.** Новые участки Центрально-Черноземного заповедника им. проф. В. В. Алехина. (748).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ 751

Устав Всесоюзного ботанического общества. (751).

Адрес редакции Ботанического журнала: 199164 Ленинград, Менделеевская лин., д. 1
Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *О. И. Иващенкова* и *А. Х. Салтанаева*

Сдано в набор 11/II 1971 г. Подписано к печати 30/IV 1971 г. Формат бумаги $70\times108/_{16}$.
Бум. л. $5^7/_8$. Печ. л. $11^1/_2+2$ вкл. ($^1/_4$ печ. л.)=16.45 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 18.59. Тип. зак. 100.
М-27175. Тираж 2615.

1-я тип. издательства «Наука». 199034 Ленинград, 9 лин., д. 12

1 р. 50 к.

Индекс
70056

28 [illegible] 197[illegible]